

SÉRIE A N° 1337.

N° D'ORDRE : 2206.

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Henri PRAT

AGRÉGÉ-PRÉPARATEUR A L'ÉCOLE NORMALE SUPÉRIEURE

1^{re} THÈSE. — L'ÉPIDERME DES GRAMINÉES. ÉTUDE
ANATOMIQUE ET SYSTÉMATIQUE.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le novembre 1931, devant la Commission d'examen

MM. M. MOLLIARD... *Président.*

DUBOIS... }
LUTAUD... } *Assesseurs.*

PARIS

MASSON ET C^{ie}, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN

—
1931

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen C. MAURAIN, *Professeur*, Physique du globe.
Doyen honoraire M. MOLLIARD.

Professeurs honoraires. { H. LE CHATELIER.
H. LEBESGUE.
A. FERNBACH.
A. LEDUC.
E. HÉROUARD.

Émile PICARD.....	Analyse supérieure et algèbre supérieure.
E. GOURSAT.....	Calcul différentiel et calcul intégral.
G. KÖNIGS.....	Mécanique physique et expérimentale.
P. JANET.....	Électrotechnique générale.
F. WALLERANT.....	Minéralogie.
P. PAINLEVÉ.....	Mécanique analytique et mécanique céleste.
M. CAULLERY.....	Zoologie (Évolution des êtres organisés).
Émile BOREL.....	Calcul des probabilités et Physique mathém.
H. ABRAHAM.....	Physique.
M. MOLLIARD.....	Physiologie végétale.
E. CARTAN.....	Géométrie supérieure.
Gabriel BERTRAND.	Chimie biologique.
Jean PERRIN.....	Chimie physique.
L. LAPICQUE.....	Physiologie générale.
M ^{me} P. CURIE.....	Physique générale et radioactivité.
G. Urbain.....	Chimie générale.
L. MARCHIS.....	Aviation.
E. VESSIOT.....	Théorie des fonctions et théorie des transformations.
A. COTTON.....	Physique générale.
J. DRACH.....	Application de l'analyse à la géométrie.
Charles FABRY.....	Physique.
R. LESPIEAU.....	Théories chimiques.
P. PORTIER.....	Physiologie comparée.
Charles PÉREZ.....	Zoologie.
É. BLAISE.....	Chimie organique.
P.-A. DANGEARD..	Botanique.
Rémy PERRIER.....	Zoologie (Enseignement P. C. N.).
Léon BERTRAND....	Géologie structurale et géologie appliquée.
E. RABAUD.....	Biologie expérimentale.
G. JULIA.....	Mathématiques générales.
Paul MONTEL.....	Mécanique rationnelle.
V. AUGER.....	Chimie appliquée.
P. WINTREBERT.....	Anatomie et histologie comparées.
O. DUBOSCQ.....	Biologie maritime.
Eugène BLOCH.....	Physique théorique et physique céleste.
A. MAILHE.....	Étude des combustibles.
L. LUTAUD.....	Géographie physique et géologie dynamique.
Henri VILLAT.....	Mécanique des fluides et applications.
Ch. JACOB.....	Géologie.
P. PASCAL.....	Chimie minérale.
Léon BRILLOUIN..	Théories physiques.
E. ESCLANGON.....	Astronomie.
H. BÉNARD.....	Mécanique expérimentale des fluides.
MAUGUIN.....	Minéralogie.
L. BLARINGHEM....	Botanique.
A. DUFOUR.....	Physique (P. C. N.)
A. DENJOY.....	Calcul différentiel et intégral.



E. PÉCHARD.....	Chimie (Ens. P. C. N.).	M. FRÉCHET.....	Calcul des Probabilités et Physiques mathématiques.
A. GUILLET.....	Physique.	M ^{me} RAMART-LUCAS.	Chimie organique.
M. GUICHARD.....	Chimie minérale.	BÉGHIN.....	Mécanique théorique des fluides.
A. MICHEL-LÉVY..	Petrographie.	FOCH.....	Mécanique expérimentale des fluides.
A. DEREIMS.....	Géologie.	PAUTHENIER.....	Physique (P. C. N.).
H. MOUTON.....	Chimie physique.	VILLEY.....	Mécanique physique et expérimentale.
L. DUNOYER.....	Optique appliquée	DE BROGLIE.....	Théorie physique.
M. JAVILLIER.....	Chimie biologique.	LABROUSTE.....	Physique du Globe.
ROBERT-LÉVY.....	Zoologie.	FREUNDLER.....	Chimie (P. C. N.).
A. DEBIERNE.....	Radioactivité.	PRENANT.....	Zoologie.
E. DARMOIS.....	Physique.	P. JOB.....	Chimie générale.
G. BRUHAT.....	Physique.	CHRÉTIEN.....	Optique appliquée.
A. GUILLIERMOND.	Botanique (P. C. N.).		
F. PICARD.....	Zoologie (Évolution des êtres organisés).		
L. JOLEAUD.....	Paléontologie.		

Secrétaire A. PACAUD.

A MA MÈRE BIEN-AIMÉE,
MON SOUTIEN DANS LES HEURES SOMBRES,
A QUI JE DOIS TOUT.

L'ÉPIDERME DES GRAMINÉES

ÉTUDE ANATOMIQUE ET SYSTÉMATIQUE

Par **HENRI PRAT**

AGRÉGÉ-PRÉPARATEUR A L'ÉCOLE NORMALE SUPÉRIEURE

SOMMAIRE

AVANT-PROPOS.....	118
INTRODUCTION	119
PREMIÈRE PARTIE. — Les éléments de l'épiderme et leur distribution organique.	
<i>Chapitre premier.</i> — Description des éléments épidermiques. — techniques.....	125
<i>Chapitre II.</i> — Distribution générale des épidermes sur le chaume et ses appendices.....	143
— <i>III.</i> — Variations dues au milieu	171
Résumé de la première partie	186
DEUXIÈME PARTIE. — Les caractères de l'épiderme dans le genre " <i>Agropyrum</i> ".	
<i>Chapitre IV.</i> — Caractères épidermiques généraux du genre <i>Agropyrum</i> P. B.	189
— <i>V.</i> — Caractères épidermiques des principales espèces du genre <i>Agropyrum</i>	196
— <i>VI.</i> — Groupement des espèces du genre <i>Agropyrum</i> d'après leurs caractères épidermiques.....	230
Résumé de la deuxième partie	245
TROISIÈME PARTIE. — Les caractères de l'épiderme dans la famille des Graminées.	
<i>Chapitre VII.</i> — Caractères épidermiques de la tribu des Hordées.	247
— <i>VIII.</i> — Caractères épidermiques des diverses tribus de Graminées	266
— <i>IX.</i> — Comparaison des classifications basées sur les caractères épidermiques et sur les caractères floraux	290
RÉSUMÉ GÉNÉRAL ET CONCLUSION.	
1° L'épiderme et l'anatomie	311
2° L'épiderme et la systématique	313
Conclusion	317
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE	320

AVANT-PROPOS

Le présent travail, dont l'exposé restera purement anatomique, a pour origine une série de recherches morphologiques et biométriques relatives à l'influence des facteurs externes sur la croissance. Ces recherches nous ont montré quel merveilleux instrument d'investigation pouvait être l'étude des épidermes végétaux. Elles nous ont révélé, sous des variations en apparence considérables, l'existence de traits permanents dans la structure des épidermes. Ainsi nous est apparue la possibilité d'atteindre, au delà des aspects inconstants, variables au gré des facteurs externes, la structure caractéristique de l'espèce.

On ne doit pas considérer les diverses formes d'épiderme dont une Graminée est revêtue comme des stades plus ou moins avancés de l'évolution d'un même tissu. Ce sont, en réalité, des épidermes aussi différents entre eux que peuvent l'être les tissus sous-jacents, et répartis à la surface de la plante *selon des lois tout aussi précises que les lois de l'anatomie interne*.

Chaque étage d'une plante, chaque portion d'une feuille, possède une distribution épidermique qui lui est propre et qui, indiquée de très bonne heure, reste reconnaissable à travers toutes les vicissitudes de la croissance.

L'exposé qui va suivre ne peut avoir la prétention d'épuiser l'étude des épidermes si complexes des Graminées. Il a principalement pour but de préciser les traits de leur organisation et de montrer que l'étude détaillée de toutes les parties d'une même plante est la base indispensable de tout essai d'utilisation de caractères épidermiques.

Considérant l'instrument d'investigation qu'est l'étude des épidermes, nous nous attacherons à indiquer les possibilités ouvertes par son emploi, à préciser leurs limites et à montrer, sur quelques exemples, les services que l'on en peut attendre, tant en systématique qu'en anatomie ou en biologie.

INTRODUCTION

§ 1. — Objet des recherches.

Les résultats fournis par l'étude des épidermes n'ont pas eu, jusqu'à présent, la portée générale et l'importance de ceux qu'offre l'anatomie proprement dite, c'est-à-dire l'étude des tissus profonds. Une telle inégalité est due non pas tant à la différence des objets qu'à la différence des méthodes employées.

L'anatomiste dégage en premier lieu, au prix d'une certaine schématisation, les traits généraux de tous les membres du végétal et, alors seulement, se croit autorisé à aborder l'examen et la comparaison des variantes spécifiques. Au contraire, dans une étude consacrée aux épidermes, on trouve, d'ordinaire, aussitôt après une description de formes cellulaires qui correspond seulement à l'histologie, des comparaisons de portions homologues et des énumérations de « caractères » considérées comme spécifiques.

Presque tous les auteurs qui ont étudié l'anatomie ou la systématique des Graminées ont relevé les particularités des cellules épidermiques, qui atteignent un degré de spécialisation plus élevé dans cette famille que dans toute autre.

Certains ont étudié spécialement les cellules épidermiques au point de vue de leur mode de développement et de leur structure : E. Pfitzer (1869-1872), A. de Bary (1871), J. Wiesner (1871), E. Höhnelt (1875), A. Tschirch (1881-1882), H. Douliot (1891), M. Molliard (1904), M. Frohnmeyer (1913), H. Molisch (1918-1923), P. Rösler (1928), K. Linsbauer (1930), etc.

D'autres ont étudié l'épiderme de certains groupes particuliers, souvent en vue d'une application à la systématique : E. Hackel (1882), H. Güntz (1886), E. Pee Laby (1898); K. Lohaus (1905), Kirchner, Löw, Schröter, Wangerin (1908-1912), J. Percival (1921), P. Weatherwax (1923),

K. Westermeier (1926), C. Raunkiaer (1926), Christiansen-Weniger (1927), etc.

Linsbauer, dans le tome consacré à l'épiderme végétal de son traité d'anatomie (1930, t. IV), résume les principales connaissances que l'on possède sur l'épiderme des Graminées. Les renseignements qu'il fournit sont d'ordre histologique et microchimique, et il n'aborde pas l'étude de la répartition topographique des éléments. Ce chapitre a été le moins étudié de tous jusqu'à présent ; c'est celui sur lequel nous insisterons plus particulièrement.

Parmi tous les travaux que nous aurons à invoquer au cours de notre exposé, nous devons mettre en évidence en tout premier lieu deux œuvres fondamentales : celle de J. Duval-Jouve (1870-1875) et celle d'A. Grob (1896-1897).

J. Duval-Jouve, le principal fondateur de l'« histotaxie » des Graminées, a fourni, en 1875 (p. 309 et suiv.), une analyse des formes d'épidermes, suivie d'une étude de la distribution des cellules bulliformes et de ses rapports avec la vernation. D'excellentes figures montrent quelques aspects singuliers de cellules épidermiques : poils et papilles de *Sporobolus*, aiguillons de *Gynierium*, de *Tragus*, etc. La partie essentielle du travail de Duval-Jouve concernait l'anatomie, et l'étude de l'épiderme n'a pas été poussée aussi loin par cet auteur.

A. Grob, en 1896, reprenant et étendant les observations de Duval Jouve, a consacré un très important travail à l'étude de l'épiderme seul de la feuille des Graminées. Sa publication, enrichie d'un grand nombre d'admirables gravures, résume une somme considérable d'observations ; elle demeure encore aujourd'hui la base de toute étude sur l'épiderme des Graminées. Grob a attribué des noms à chaque catégorie de cellules épidermiques, codifiant ainsi la terminologie vague employée auparavant. Il a relevé la présence ou l'absence de chaque type de cellule dans la plupart des genres de Graminées, groupant ceux-ci à la fois d'après la forme des cellules qu'ils possèdent et d'après le mode d'association de ces cellules sur les bandes du limbe.

Dans notre travail de comparaison, nous avons utilisé les catégories établies par Grob, en atténuant leur extrême

morcellement par l'examen des relations d'origine des cellules qu'elles renferment. Nous avons, en outre, étendu l'analyse à toute la surface de la plante. Dans ces conditions, les multiples formes de cellules épidermiques se montrent groupées en grandes unités ou zones. A travers les variations individuelles ou les modifications dues au milieu, les zones épidermiques laissent apparaître, comme les structures anatomiques internes, des traits permanents. Nous nous sommes attachés à les mettre en relief et à établir nos termes de comparaison non plus seulement sur des formes cellulaires ou des agencements élémentaires, mais sur l'ensemble de la disposition topographique des épidermes.

Les recherches anatomiques et biométriques que nous avons entreprises nous ont amenés à comparer des épidermes diversement situés sur les organes de quelques Graminées. Nous avons été frappés par les différences que ces épidermes présentaient entre eux, ainsi que par la constance des dispositions qu'ils affectaient. Les difficultés auxquelles nous nous sommes heurtés pour prendre des notes précises et complètes nous ont conduit à pousser dans le détail les distinctions des éléments et de leurs modes de groupement, et à remplacer souvent les dessins complets par des schémas conventionnels.

Cette méthode s'est montrée mieux adaptée que toute autre à la mise en évidence des affinités et des différences entre espèces. Nous avons acquis la conviction qu'il était possible d'envisager l'épiderme non plus seulement en histologiste, mais en *anatomiste*, et que son étude ne pouvait être séparée de celle des appareils sous-jacents, ni au point de vue des méthodes employées, ni au point de vue des applications possibles.

Nous réduirons au minimum les données cytologiques, qui présentent un très grand intérêt, surtout au point de vue des stades de différenciation de l'épiderme, mais dont l'étude exige des techniques délicates et lentes. Il est nécessaire de rechercher, avant tout, des procédés assez pratiques et rapides pour permettre l'accumulation de nombreux documents. Nous nous attacherons surtout à décrire les résultats susceptibles d'être obtenus au moyen de préparations très simples,

et, autant que possible, par observation sur le vivant. A cet effet, nous avons été obligés d'écarter les statistiques biométriques, qui, par leur complication et l'inconstance des résultats qu'elles fournissent, sont d'un emploi moins pratique que la simple appréciation *qualitative* de la nature des épidermes.

§ 2. — Orientation et plan du travail.

L'objectif principal de cette étude sera l'établissement de cartes épidermiques, comparables à des cartes géographiques ou géologiques. Comme pour ces dernières, le travail n'ira pas sans des simplifications, commandées par des raisons d'échelle et par des raisons de lisibilité. La description d'un grand nombre d'objets de formes très diverses, juxtaposés de façon infiniment variée, comme le sont les cellules épidermiques ou les objets situés à la surface du sol, soulève une série de difficultés. Force est bien de recourir à un compromis entre une figuration complète et une figuration claire. La seule représentation parfaite d'une portion d'épiderme est une photographie ou un dessin complet, cellule par cellule, travail qui devient irréalisable dès qu'il s'agit de zones un peu étendues. Pour conserver cependant une vue satisfaisante du plan épidermique d'un organe ou d'une plante, nous avons eu recours à une série de schémas, plus ou moins détaillés selon la nature des comparaisons recherchées, mais tous reliés entre eux par un système de notation unique.

L'exposé, selon cette méthode, des caractères généraux des épidermes fera l'objet de la première partie du travail. Nous y décrirons, en trois chapitres :

1^o La structure des cellules épidermiques et les liens de parenté qui les unissent ;

2^o Les lois générales de leur distribution sur les organes, traits de « répartition organique » communs à toutes les Graminées et reconnaissables à travers la variété des dispositions spécifiques ;

3^o Le mode d'action des conditions extérieures sur la croissance de l'épiderme. Ce chapitre permettra de dégager les

caractères indépendants de l'influence du milieu et, par conséquent, utilisables comme caractères spécifiques.

La connaissance de la distribution des épidermes conduit à des applications précises, au point de vue des interprétations anatomiques, des distinctions spécifiques, des études relatives à l'écologie, à la physiologie, à la génétique. Nous insisterons surtout sur les applications de notre étude à la systématique, désirant non pas introduire de nouveaux principes de classification incompatibles avec les autres, mais bien plutôt compléter et perfectionner l'ensemble des procédés actuellement employés. A cet effet, la seconde partie de l'exposé comportera la comparaison d'exemples de dispositions épidermiques choisis parmi les espèces d'un même genre : le genre *Agropyrum*.

Dans la troisième partie, l'étude sera étendue à la tribu des Hordées et à divers exemples choisis dans les autres tribus de Graminées. Ainsi pourront être mis en évidence les valeurs, les « poids » respectifs des caractères que l'on peut tirer de l'étude des épidermes en vue de la distinction des espèces, des genres et des tribus.

Nous verrons que ces caractères peuvent être utilisés, selon leur nature, à tous les niveaux de la hiérarchie, et nous arriverons à concevoir l'établissement d'une classification générale des Graminées, basée sur l'étude de leurs épidermes.

§ 3. — Exécution du travail.

La majeure partie de ce travail a été exécutée au laboratoire de botanique de l'École Normale Supérieure, les cultures étant faites à la Station de chimie végétale du Collège de France, à Bellevue (Station Marcellin-Berthelot) et à l'Arboretum Gaston-Allard, à Angers, dépendance de l'Institut Pasteur. J'adresse mes remerciements à M. le professeur Costantin, qui a bien voulu accepter la publication du mémoire dans les *Annales des Sciences naturelles*, et à M. le professeur Molliard, qui a bien voulu l'examiner.

Je suis heureux également d'exprimer toute ma reconnaissance à M. le professeur Blaringhem, qui a suivi mon travail

et m'a donné de précieux conseils, et de remercier MM. les professeurs Lecomte et Pavillard, qui m'ont ouvert l'accès de l'herbier du Muséum et de celui de l'Institut botanique de Montpellier, et M. le commandant A. Saint-Yves, qui a bien voulu me confier, pour mon étude, une partie de son herbier personnel.

PREMIÈRE PARTIE

LES ÉLÉMENTS DE L'ÉPIDERME ET LEUR DISTRIBUTION ORGANIQUE

CHAPITRE PREMIER

DESCRIPTION DES ÉLÉMENTS ÉPIDERMiques. — TECHNIQUES

L'épiderme de toutes les Graminées présente deux sortes de cellules : *cellules courtes* et *cellules longues*. Cette distinction, conforme à l'usage, est en général d'un emploi facile ; mais nous serons conduits, par l'étude du mode de croissance et l'examen de certaines régions de l'épiderme, à une autre dénomination, plus exacte. Les « cellules courtes » doivent leurs dimensions réduites à leur différenciation précoce, et cette circonstance permet de les utiliser pour distinguer trois types d'épidermes :

1^o *Type « silico-subéreux »*, à cellules courtes siliceuses ou subéreuses, ne faisant pas de saillie notable au-dessus du niveau de l'épiderme ;

2^o *Type « exodermique »*, à cellules courtes portant un prolongement saillant : crochet, aiguillon, poil ou papille ;

3^o *Type homogène*, sans cellules courtes.

Ces trois catégories d'épiderme sont parfaitement distinctes, différenciées très tôt et d'une façon irréversible.

La description, nécessairement très brève, qui va suivre servira surtout à simplifier et à coordonner les notions relatives aux cellules épidermiques, en tenant compte de leurs relations d'origine et de positions.

Afin de rendre plus facilement lisibles les schémas et les

descriptions topographiques, nous adopterons une convention uniforme, représentant par des lettres chaque catégorie de cellules. Les types d'épidermes pourront être ainsi désignés par la réunion des symboles de leurs éléments constitutants.

§ 1. — Description des cellules épidermiques.

A. — CELLULES COURTES.

a. CELLULES A SILICE S. — La silice, généralement abondante dans les épidermes des Graminées, peut se montrer dans des conditions bien différentes : elle peut apparaître

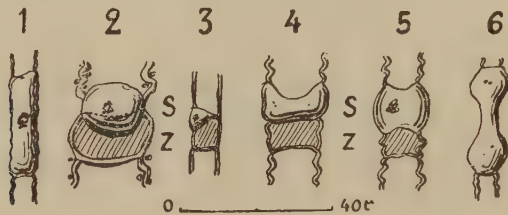


Fig. 1. — Exemples de cellules siliceuses et de cellules subéreuses. — 1, *Agropyrum repens* : cellule siliceuse isolée, sur une nervure ; 2, *id.*, couple silico-subéreux ; 3, *id.*, vue de profil ; 4, *Phyllostachys viridi glaucescens* ; 5, *Eragrostis pilosa* ; 6, *Digitaria sanguinalis*. Les cellules subéreuses sont hachurées.

tard, dans des cellules déjà spécialisées comme cellules longues, cellules exodermiques ou autres ; elle peut apparaître très tôt dans des cellules courtes, arrêtées dans leur évolution. Les cellules de cette dernière catégorie présentent seules des formes et des dispositions constantes et spécifiques. Lorsque nous parlerons de cellules siliceuses, nous aurons toujours en vue ces cellules courtes spécialisées, et nous les désignerons seules par la lettre S. Leurs formes curieuses ont été maintes fois décrites, ainsi que les circonstances de leur incrustation (Grob, 1896 ; Frohnmeyer, 1913). Bien visibles sur l'épiderme frais, elles ressortent avec une grande netteté dans le baume de Canada et le lactophénol, grâce à leur réfringence. Le bloc de silice qui les remplit entièrement renferme le plus souvent des inclusions granuleuses. Très fréquemment,

chaque cellule siliceuse est associée étroitement à une cellule subéreuse (fig. 1).

b. CELLULES SUBÉREUSES Z. — Les cellules de cette catégorie se distinguent des autres cellules courtes non seulement par l'absence de silice et de prolongement saillant, mais encore par un ensemble de réactions, caractéristiques des membranes subérifiées :

Avec le Sudan III : rouge orangé vif ;

Avec la cyanine (bleu de quinoléine) : violet ;

Avec la safranine anilinée différenciée à l'acide chlorhydrique : rose pâle ;

Avec les réactifs iodés de la cellulose (chlorure de zinc iodé, acide phosphorique iodé) (Voir MANGIN, 1888) : brun.

Avec le vert d'iode : vert pâle légèrement jaunâtre.

La phloroglucine chlorhydrique ne colore pas ces membranes, mais les fait ressortir nettement, avec forte réfringence au milieu de la teinte jaune que prennent les membranes voisines. La benzoazurine, après traitement à la potasse, le bleu de méthylène aluné, la diamant fuchsine phéniquée ne donnent pas de coloration. Dans l'examen au microscope polarisant, les cellules de cette catégorie restent obscures (Voir les fig. 28 et 29).

On peut considérer ces cellules comme un petit coffret subérifié et imperméabilisé, à contours sensiblement parallélipédiques, entouré d'une très mince lamelle moyenne de nature pectique. Elles sont généralement associées à d'autres cellules différenciées, siliceuses ou exodermiques, formant les couples SZ ou PZ. Dans ce cas, S ou P est située du côté apical de l'organe et occupe une position superficielle; la cellule subéreuse Z, située du côté basal, s'étend davantage en profondeur (fig. 1, dess. 3).

c. CELLULES EXODERMIQUES P. — Duval-Jouve (1875, p. 310) a groupé sous le nom de cellules exodermiques toutes les cellules pourvues d'un prolongement saillant :

Entre les aiguillons courts et aigus et les plus longs poils, il n'y a qu'une différence de dimension, et la modification organique est la

même, savoir : l'expansion de la paroi externe au delà du niveau commun. Le terme doit donc rester le même et, malgré mes répugnances pour l'emploi d'un mot nouveau, j'ai pris celui d'exodermique pour désigner cette modification.

Nous conserverons cette notion, qui présente un grand intérêt, car toutes ces cellules ont, en effet, des débuts de développement semblables, et il est souvent possible de trouver entre elles tous les intermédiaires. A l'intérieur de cette grande division, nous adopterons les distinctions précisées ensuite par Grob (1896), en les complétant sur certains points.

Parmi les « cellules aculéiformes » de Duval-Jouve (*Stachelhaaren* de Grob), nous appellerons *aiguillons* et nous désignerons par le symbole P_2 les grandes cellules à base ovoïde,

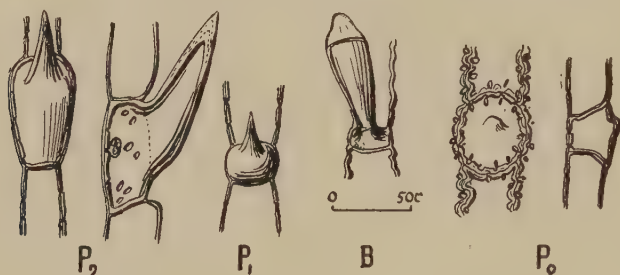


Fig. 2. — Exemples de cellules exodermiques. — P_2 , aiguillons de Seigle, vus en plan et en profil ; P_1 , cellule à crochet de Seigle ; B, poil bicellulaire d'une glume de *Lygeum spartum* ; P_0 , cellule à pointe courte de *Triticum monococcum*, plan et profil.

plus larges que les cellules voisines et pourvues d'un prolongement conique, acéré, telles que celles qui arment les nervures et les bords de beaucoup de limbes. Nous appellerons *crochets* et désignerons par P_1 les cellules de plus petites dimensions, à parois minces et à base arrondie, ne dépassant pas par leur taille les cellules courtes voisines. Les uns comme les autres tournent généralement leur pointe vers le sommet de l'organe (fig. 2).

Les poils à extrémité aiguë peuvent être considérés, selon leurs dimensions et l'épaisseur de leurs parois, comme le terme extrême du développement, tantôt de cellules P_1 , tantôt de cellules P_2 ; nous les désignerons par P. Parmi toutes

les catégories de poils, nous établirons une distinction très nette entre les poils unicellulaires, avec ou sans garniture de cellules voisines, et les poils pluricellulaires. Dans la première catégorie se classent, à côté des poils aculéiformes, les poils à extrémité arrondie en forme de massue, les poils à coussinet décrits par Duval-Jouve (1875, Pl. XVI) et appelés par Grob *Polsterhaaren*, les aiguillons du *Tragus* entourés d'un revêtement cellulaire (Duval-Jouve, p. 312), les poils nommés par Grob : *Weichhaaren*, *Borstenhaaren*, *Hackenhaaren*, etc. Dans la seconde catégorie, nous placerons les poils que Grob a appelés *Winkelhaaren*, parce qu'ils forment souvent un angle avec la surface de l'épiderme. Comme ils ne sont pas toujours coudés, nous les appellerons simplement *poils bicellulaires*. Ce sont des *éléments spéciaux*, séparés de tous les autres poils par une différence de nature, et qui n'existent que dans certains groupes, à propos desquels seulement nous les décrirons.

Nous représenterons par le symbole Pb les poils renflés en massue; par P', les poils à coussinet; par P'₂, les aiguillons à gaine du type de ceux du *Tragus*; par B, les poils bicellulaires.

Nous désignerons par P₀ des cellules à *pointe courte* que l'on peut considérer comme des poils ou des aiguillons très précocement arrêtés dans leur développement. Vues en plan, ces cellules montrent une base arrondie ou ovale, à contours ondulés, à parois ponctuées surtout à la périphérie. Le corps de la cellule, généralement évasé vers l'extérieur, est surmonté d'une saillie qui peut être arrondie comme une papille ou bien en forme de pointe aiguë. La pointe, souvent silicifiée, est dirigée vers le sommet de l'organe. Ces cellules, fréquemment jumelées à des cellules subéreuses Z, occupent dans les plages épidermiques des positions comparables à celles des cellules siliceuses et ne figurent que dans les régions très différenciées. Ces caractères pourraient faire considérer les cellules à pointe courte comme représentant une forme de transition entre cellules exodermiques et cellules à silice. En réalité, ce sont bien des cellules exodermiques, — les formes de passage que l'on peut observer le démontrent, — mais des cellules exodermiques très tôt incrustées et arrêtées dans leur dévelop-

pement. Leur aire de répartition est, pour cette raison, très fixe et caractéristique au point de vue des distinctions spécifiques.

La membrane des cellules exodermiques, pectoso-cellulosique quand elle est jeune, prend souvent en vieillissant des caractères complexes qui se rapprochent de ceux des membranes lignifiées, sans cependant s'identifier complètement avec eux. Ces transformations atteignent surtout les aiguillons P_2 et les cellules à pointe courte P_0 , mais parfois aussi les petites cellules à crochet P_1 et les poils P . La pointe est parfois silicifiée et le reste de la membrane, formé de plusieurs couches de propriétés différentes, présente souvent, chez les Hordées, l'ensemble de colorations suivant :

Avec le Sudan III : orangé pâle ;

Avec la cyanine : bleu franc ;

Avec la diamant fuchsine phéniquée : rouge ;

Avec les réactifs iodés de la cellulose : du brun au violet, selon les couches ;

Avec la benzo-azurine, après traitement à la potasse : violet foncé ;

Avec la safranine anilinée différenciée à l'acide chlorhydrique : rouge franc ;

Avec la phloroglucine chlorhydrique : jaune vif.

Ces membranes se colorent souvent fortement, mais inégalement par le bleu méthylène et le vert d'iode ; elles rétablissent la lumière dans l'examen au microscope polarisant (fig. 28 et 29).

d. STOMATES X. — Les stomates des Graminées, formés en général par 4 cellules (Duval-Jouve, 1871), occupent dans les plages épidermiques une position équivalente à celle d'un « élément court » : soit une cellule courte, soit un groupe de deux cellules courtes associées. Les lèvres de l'ostiole sont subérifiées. Le reste des membranes du stomate présente en général les mêmes réactions que les cellules exodermiques.

B. — CELLULES LONGUES.

Les cellules longues seront désignées par le lettre l , suivie d'un indice rappelant leur aspect. Nous désignerons par l_1 les cellules longues dans tous les cas où leur longueur est inférieure au triple environ de leur largeur. Ces cellules existent dans les régions frappées d'un arrêt d'élongation ; elles représentent à l'état fixé et statique un stade par lequel passent les autres catégories.

Le symbole l_2 désignera des cellules longues à parois dépourvues d'ondulations. Dans cette catégorie se placent, entre autres, les *cellules bulliformes* (Duval-Jouve, 1870, p. 320 ; *Blazenzellen* de Grob, 1896). Pee Laby appelait les mêmes éléments « cellules motrices », en se basant sur une interprétation fausse de leur rôle, comme l'ont démontré Tschirch (1882) et M. Molliard (1904). Nous conserverons donc le terme cellules bulliformes, en les considérant comme un cas particulier de cellules longues l_2 , prenant un grand développement en profondeur.

Nous désignerons par l_3 les cellules longues qui présentent des parois latérales ondulées. Grob a

retrouvé, dans la formation de ces ondulations, le processus qu'Ambronn (1884, p. 82) avait décrit à propos de l'épiderme de Gymnospermes et d'Épacidées. Au voisinage des parois latérales apparaissent dans la paroi externe des *punctuations cuticulaires*, petites aires circulaires qui restent minces. Au cours du développement, ces punctuations se comportent comme autant de points fixes autour desquels la paroi en voie d'allongement décrit des sinuosités de plus en plus accusées (fig. 3). Les punctuations et les ondulations se traduisent par des creux et des saillies visibles à la surface de la cuticule. Nous appellerons les cellules du type l_3 cellules *engrenées*, d'après une expres-



Fig. 3. — Exemples de cellules longues. — l_2 , cellule à parois rectilignes ; l_3 , détail de la paroi d'une cellule « engrenée ». Vue en plan et en coupe des punctuations cuticulaires

sion de Pee Laby (1895, p. 339), comparant les ondulations à des « dents qui engrènent avec celles des cellules voisines ».

Au début de leur développement, les membranes des cellules longues sont de nature pectosocellulosique ; en vieillissant, celles principalement qui rentrent dans la catégorie l_3 peuvent offrir le même ensemble de réactions que les cellules exodermiques, mais avec une moindre intensité.

Dans certains groupes de Graminées et de Cypéracées, les cellules longues peuvent porter des expansions arrondies (Duval-Jouve, 1875, Pl. XVI). Nous adopterons pour elles la terminologie de Grob, qui les désigne sous le nom de *papilles* (*Papillen*) lorsqu'elles sont grosses et isolées, de *verrues* (*Cuticular wärzchen*) lorsqu'elles sont nombreuses et réduites à de petites saillies de la cuticule. Nous les représenterons par L et L' et les décrirons seulement à propos des groupes qui les possèdent.

§ 2. — Mode de différenciation des éléments épidermiques.

L'examen des associations constantes que présentent entre elles certaines cellules courtes, associations dues à une communauté d'origine, nous a conduit à employer, de préférence à la notion de cellule, la notion d'*élément épidermique*. Un groupe de cellules provenant d'une même cellule mère et présentant des modes de différenciation complémentaires sera considéré comme un élément unique, se comportant comme une seule cellule courte au point de vue de sa position et de ses relations histologiques.

Dans les plages cellulaires, un stomate occupe la place d'une cellule courte isolée ou d'un groupe de deux cellules courtes. Il est donc l'équivalent topographique d'une cellule exodermique P ou d'un couple silico-subéreux SZ. Or, les quatre cellules du stomate proviennent d'une cellule mère unique (Pfitzer, 1870). Celle-ci, à un certain stade, ne se distinguait pas des autres cellules courtes qui allaient fournir : les unes des poils, les autres des cellules subéreuses et des cellules à silice.

La figure 4 montre schématiquement trois types d'évolution

possibles pour des cellules courtes qui, sur le très jeune épiderme, semblaient identiques. Dans l'une, le cloisonnement est longitudinal et fournit un stomate X. Dans une autre, le cloisonnement, transversal, fournit deux cellules qui deviennent l'une, apicale, une cellule à silice S, l'autre, basale, une cellule subéreuse Z. La troisième cellule courte enfin ne se cloisonne pas, mais sa paroi externe s'accroît pour fournir un poil P.

En considérant comme un élément complexe l'ensemble d'un couple silico-subéreux, nous ne faisons que généraliser la notion courante, qui accorde aux quatre cellules du stomate une sorte d'individualité collective, exprimée par un nom unique.

Dans l'étude de la croissance de l'épiderme, nous utiliserons deux notions bien distinctes :

Différenciation : transformation par laquelle les éléments d'un épiderme, semblables entre eux à l'origine, deviennent dissemblables.

Maturation : ensemble des transformations que subit un élément épidermique après la fixation de son individualité, en particulier accroissement et transformation chimique de ses membranes.

Considérons l'aspect du revêtement d'un organe en voie de croissance : limbe, gaine ou entre-nœud. Les stades les plus jeunes sont situés à l'extrême-base et, à partir de ce point, il est possible d'observer, en se dirigeant vers le sommet de l'organe, toutes les étapes de la différenciation et de la

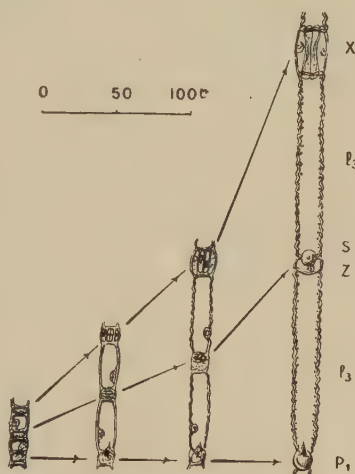


Fig. 4. — Schéma de la différenciation et de l'élongation des cellules épidermiques. — X, stomate ; l_3 , cellule longue à parois engrenées ; S, cellule siliceuse ; Z, cellule subéreuse ; P_1 , cellule à crochet. Pour la simplicité du schéma, les trois éléments : stomate, couple silico-subéreux et cellule P_1 ont été représentés sur la même file, ce qui est un cas exceptionnel.

maturation des tissus. Partons du point où une inégalité commence à apparaître dans l'aspect des cellules, dans leur taille et la vitesse de leur allongement (fig. 5). Les cellules courtes, remplies d'un protoplasme dense, font contraste avec les cellules longues pourvues de vacuoles transparentes. Plus haut (fig. 6), la naissance d'un cloison transversale révèle le type de différenciation de l'élément avant toute apparition de silice ou de subérine. La cellule apicale ne se remplit que plus tard de silice colloïdale (Voir Frohnmeyer, 1913), devenant momentanément opaque. Elle se transforme ensuite tout entière en un bloc transparent, l'emplacement du noyau restant marqué par des inclusions granuleuses.

La différenciation ne doit pas être considérée comme le terme ultime de la multiplication cellulaire ou une simple étape de la maturation. C'est un phénomène d'*orientation*, qui fixe l'avenir de l'élément épidermique. La différenciation est irréversible et déterminée en fonction de la position sur l'organe. Ensuite la maturation se déroule dans la direction fixée, selon un rythme commandé à la fois par les facteurs internes et les facteurs externes de la croissance.

Les épidermes ne comprenant que des cellules longues, toutes semblables entre elles, seront dits *peu différenciés* ou *simples*. Les épidermes comprenant des cellules à silice et des cellules subéreuses seront considérés comme *très différenciés* ou *complexes*. Les épidermes à cellules exodermiques occupent une position intermédiaire.

L'*élongation* peut décupler ou même centupler les dimen-



Fig. 5. — Détail d'un jeune épiderme situé à la base d'un entrenœud de seigle. — Les éléments courts ne sont pas encore cloisonnés.



Fig. 6. — Détail d'un jeune épiderme, situé à 2 millimètres au-dessus de la plage de la figure 5. Certains éléments courts se sont cloisonnés; la cellule apicale deviendra une cellule siliceuse; la cellule basale une cellule subéreuse.

sions des cellules épidermiques à partir du méristème. Elle se produit au cours des phases de la différenciation et de la maturation, affectant toutes les cellules, mais dans des proportions inégales. Dans certaines plages épidermiques, où toutes les cellules sont très allongées et étroites, les « cellules courtes » deviennent jusqu'à quatre fois plus longues que larges, tandis que, dans d'autres régions, l'ensemble de l'épiderme ayant subi un faible accroissement en longueur, les « cellules longues » arrivent à être de forme carrée (forme courte ol_1), sans pour cela cesser d'être nettement reconnaissables au milieu de leurs compagnes silicifiées ou subérifiées. Les termes : « cellules courtes » et « cellules longues » peuvent donc se trouver en défaut si on leur accorde seulement leur sens géométrique. On exprimerait une idée plus générale et plus exacte en remplaçant le terme « cellules courtes » par *éléments à différenciation précoce* ou *éléments séniles*, les « cellules longues » étant simplement des cellules moins vite spécialisées et conservant plus longtemps la faculté de s'accroître.

Grob range dans les cellules longues des cellules rectangulaires allongées *transversalement* (*Querzellen*). Cela montre l'inconvénient du procédé de classement purement géométrique. Au point de vue de leur origine et de leur valeur, ces cellules ne sont pas des cellules longues, mais, au contraire, des cellules à différenciation précoce, frappées très tôt d'arrêt de développement, donc des cellules très courtes.

Le tableau schématique de la planche I résume les conventions qui nous serviront à désigner les éléments épidermiques et leurs associations.

Les organes des Graminées, cylindres ou rubans à croissance basale, possèdent, sur presque toute leur étendue, des cellules épidermiques disposées en files. Le plus souvent, chaque file comprend une succession de cellules longues et d'éléments courts en alternance régulière. Nous dirons qu'une file est de type *pur* lorsque ses éléments courts appartiennent à la même catégorie. La file peut être alors représentée par la réunion des symboles de ses cellules courtes et de ses cel-

lules longues ; par exemple Sl_1 désigne une file formée de cellules à silice alternant avec des cellules longues à parois engrenées. Lorsqu'une file comprend des éléments de deux catégories différentes, elle sera dite de type *mixte* ; par exemple SP_2l_3 désigne une file formée de cellules à silice, d'aiguillons et de cellules longues à parois engrenées. Les files comprenant des couples silico-subéreux ou subéro-exodermiques seront considérées comme de type pur, malgré leur symbole complexe SZl_n , car l'association SZ ou PZ constitue un seul élément. Nous dirons qu'une file est *homogène* lorsqu'elle ne comporte aucune cellule courte ; elle sera désignée par le symbole o précédant celui de ses cellules longues ; par exemple ol_2 indiquera une file de cellules longues à parois lisses.

Lorsqu'une file ne contient pas de cellules longues, elle sera représentée par la répétition des symboles de ses cellules courtes : SZSZ. Ce mode de notation permet d'employer dans les schémas, outre les symboles complets, des symboles partiels comprenant une seule lettre et signalant à l'attention l'apparition d'un élément nouveau. Faute de la convention de redoublement des majuscules, ces symboles abrégés pourraient prêter à confusion en laissant croire à l'absence de cellules longues dans les plages considérées.

Les lettres employées pour représenter les cellules et les files nous serviront pour désigner les unités épidermiques d'ordre supérieur :

Nous appellerons *colonne* la réunion de plusieurs files contiguës présentant une composition identique. Une colonne sera donc désignée par le même symbole que les files qui la constituent.

Les notions d'élément, de file et de colonne, sont des notions histologiques qui peuvent comporter une figuration complète. Lorsqu'on passe à des surfaces plus étendues, il devient nécessaire de simplifier et de faire abstraction d'une partie des constituants. Une *plage* sera la plus grande étendue épidermique offrant une structure assez uniforme pour être représentée par un symbole unique. Cette notion reste utilisable

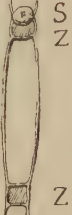
Forme Type	courte	lisse	engrenée	<i>Variantes locales</i>		
	l_1	l_2	l_3	n	b	i
silico- subéreux SZ						
exodermique P						
homogène σ						

PLANCHE I

Éléments fondamentaux de l'épiderme.

Schéma des catégories de cellules épidermiques les plus fréquentes chez les Graminées. Leurs exemples sont empruntés à la tribu des Hordées. Le type d'épiderme est défini par la nature de ses éléments courts: siliceux, S; subéreux, Z; exodermiques, P, P₁, P₂. Chaque type peut exister sous plusieurs formes, qui se distinguent principalement par l'aspect de leurs cellules longues: forme frappée d'un arrêt d'élongation, l_1 ; forme à parois lisses, l_2 ; forme à parois engrenées, l_3 . Ces formes peuvent elles-mêmes présenter des variantes locales: n sur les nervures, b sur les bords, i dans les régions où la croissance, irrégulière, n'est pas dirigée dans le sens de l'axe.

même lorsque les cellules de l'épiderme ne sont pas organisées en files.

Le symbole des cellules longues définit non seulement la nature de celles-ci, mais encore le régime de maturation général de l'épiderme : la présence d'un symbole l_1 indique que toute la portion d'épiderme considérée a été frappée d'arrêt d'élongation, celle d'un symbole l_3 que toutes ses parois, sauf parfois celles des cellules à silice et des aiguillons, sont ondulées. Pour augmenter la précision des schémas, nous indiquerons par des lettres certaines formes locales d'épiderme que nous aurons à examiner au cours de l'étude anatomique. La lettre n désignera des files de cellules longues et étroites par rapport aux files voisines ; ces files sont situées en général sur les nervures. La lettre b désignera des plages de cellules étroites se terminant en biseau, comme celles qui recouvrent les bords membraneux des gaines. La lettre i désignera des plages irrégulières où les cellules épidermiques, disposées en tous sens, ne laissent plus reconnaître aucune organisation en files. Tous les types d'épidermes sont susceptibles de présenter localement les formes n , b et i .

Les particularités des éléments sous-épidermiques, souvent importantes pour les distinctions spécifiques, seront désignées par des lettres grecques : par exemple la lettre Φ indiquera la présence de fibres hypodermiques (Pl. VIII).

Dans les zones frappées d'arrêt d'élongation, caractérisées par le symbole l_1 , les parois cellulaires ne sont pas nécessairement lisses. Elles peuvent porter des ondulations comparables à celles du type l_3 ; nous les désignerons alors par le symbole l'_1 .

Il est très important de pouvoir reconnaître la nature des éléments de l'épiderme, même lorsque leur maturation est incomplète ou lorsqu'ils sont déformés par suite des circonstances locales de la croissance.

A l'état transitoire sur des organes jeunes, ou à l'état définitif sur certaines zones d'organes adultes, on peut observer des plages où toutes les cellules gardent des membranes minces et cellulosiques, sans subérine ni silice. Cependant,

il est encore possible, d'après leur forme, leur mode de cloisonnement, de reconnaître dans la plupart des cas les catégories auxquelles elles appartiennent. Elles ne sont pas parvenues à acquérir la totalité de leurs caractères, mais leur nature est déjà indiquée. Les catégories cellulaires seront désignées dans ce cas, sur les schémas détaillés, par les lettres minuscules correspondant à leurs symboles : *s*, *z*, *x*. Sur les schémas d'ensemble, il ne sera pas tenu compte de cette distinction, et les zones à maturation incomplète seront représentées de la même façon que les régions de même nature parvenues au terme de leur évolution.

Les définitions qui précèdent permettront de désigner rapidement et d'une façon précise la nature des cellules des plages épidermiques. Celles-ci sont associées en unités plus étendues : bandes, zones, qui seront étudiées avec l'anatomie des feuilles et des chaumes.

La description d'un organe sera facilitée par l'établissement de schémas comportant la représentation conventionnelle du type de substratum épidermique. Ces schémas seront complétés, le cas échéant, par l'étude de l'*aire de distribution* d'un élément pris en particulier. Nous appellerons ainsi la surface définie par les limites extrêmes entre lesquelles on rencontre ce type d'élément (aire stomatifère, aire pilifère). Cette notion est l'équivalent exact de la notion d'aire de dispersion géographique d'une espèce végétale.

§ 3. — Technique.

Le meilleur matériel pour l'examen des épidermes est constitué par des plantes fraîches ou conservées dans l'alcool. Il y a avantage à récolter des organes jeunes, pour que le prélèvement des lambeaux épidermiques soit plus facile. Le matériel d'herbier peut être également utilisé, à condition de le ramollir pendant plusieurs jours, par exemple dans un liquide formé par des parties égales d'alcool, d'eau et de glycérine. C'est le procédé qui nous a donné les meilleurs résultats.

Pour prélever l'épiderme, on peut procéder par arrachement

au moyen d'une pince, ou en séparant doucement l'épiderme des autres tissus avec la lame d'un rasoir ou d'un scalpel; mais le meilleur moyen, lorsqu'on dispose d'un matériel abondant et que l'on désire obtenir une préparation de grande étendue, consiste à sacrifier tous les tissus profonds et à attaquer la préparation par la face opposée à l'épiderme que l'on veut isoler : ce procédé rappelle celui qu'emploient les pétrographes pour obtenir des lames minces de roches. On applique l'épiderme à examiner sur une plaque de verre et on élimine par grattage toutes les cellules situées au dos de cet épiderme. Avec un peu d'habitude, on peut obtenir ainsi une couche unicellulaire parfaitement nette, représentant tout l'épiderme inférieur ou tout l'épiderme supérieur d'un limbe foliaire, d'une gaine, d'un entre-nœud, sur plusieurs centimètres carrés. Si l'on désire conserver à la fois les épidermes des deux faces d'une feuille, on peut faire passer avec précaution la lame d'un scalpel au milieu des tissus en séparant la feuille en deux parties, parallèlement à la surface. Ensuite, on achève la préparation des deux épidermes en grattant les débris de parenchyme et de fibres qui leur sont restés adhérents.

Les fibres hypodermiques, fortement adhérentes à l'épiderme, sont difficilement éliminées, mais leur disparition n'est pas indispensable sur toute l'étendue des préparations. Dans beaucoup de cas, au contraire, ces éléments, apparentés à l'épiderme par leur origine, fournissent de précieux caractères spécifiques.

Si les tissus sont très fortement sclérifiés, il est parfois difficile de prélever l'épiderme par arrachage ou grattage. Dans ce cas, on peut employer avec succès les éclaircissants tels que le chloral-lactophénol, qui présente l'avantage de faire ressortir très nettement les cellules siliceuses. On peut également tenter l'emploi de l'eau acidulée sulfurique ou chlorhydrique. La cuticule, insoluble dans les acides, se détache du reste et conserve souvent à sa surface des détails intéressants à noter.

Sur des organes très jeunes, dépourvus de consistance, il est difficile de prélever des lambeaux d'épiderme. On peut

alors examiner l'organe en bloc, en chassant l'air qui le rend opaque par un traitement prolongé par le vide. Ce procédé, ou celui des éclaircissants, qui donne des résultats analogues, devra d'ailleurs être employé, même dans les cas où l'épiderme se détache facilement, pour étudier les relations de l'épiderme et des tissus sous-jacents. Dans le même but, il est intéressant de pratiquer des coupes dans l'organe, en même temps que les prélèvements d'épiderme.

Dans la plupart des cas, il est possible d'observer d'une façon satisfaisante la structure des épidermes sans aucune coloration, immédiatement après prélèvement sur la plante fraîche. Ce procédé a l'avantage de montrer des cellules sans aucune altération, présentant encore leurs mouvements protoplasmiques. Contrairement à ce qui a lieu pour les coupes, il n'est pas nécessaire ici de tuer la matière vivante avant de l'examiner. On peut en profiter pour lui appliquer les techniques de *coloration vitale*. Le rouge neutre, par exemple, colore très vivement les vacuoles de certaines cellules, permettant leur localisation rapide.

Au début d'une étude, pour reconnaître les propriétés des divers types de cellules, il est utile d'employer la gamme de réactifs que nous avons indiqués à propos de la description des cellules. Les réactifs iodés de la cellulose, mis au point par M. Mangin (1888), en particulier, donnent d'excellentes colorations, dont les inégalités de progression elles-mêmes sont des indicateurs très sensibles des propriétés des différentes zones.

Pour obtenir des préparations durables se prêtant bien, par leur netteté, à l'analyse topographique, nous avons préféré à tout autre colorant le *rouge de ruthénium* (Mangin, 1893), qui fait apparaître très vivement en rouge tous les éléments cellulotiques et pectiques. Les éléments sclérifiés : aiguillons, crochets, sont colorés au préalable, soit par le bleu de méthylène aluné, soit par le bleu polychrome de Unna aluné, qui nous ont donné de meilleurs résultats que le vert d'iode. Les préparations, montées au baume, se conservent indéfiniment.

L'étude des épidermes comporte la préparation et l'examen de surfaces cellulaires très étendues. Il faut donc rechercher,

avant tout, des procédés augmentant la netteté des oppositions entre les types de cellules et diminuant la fatigue de l'observation. Dans ce but, les microscopes et loupes binoculaires doivent être préférés aux autres. Leur emploi est précieux, surtout dans les examens en lumière réfléchie. En campagne, un microscope de poche donnant un grossissement de 60 à 100 diamètres suffit à fournir les premières données sur le matériel que l'on étudie.

Au total, l'obtention de bonnes préparations d'épidermes est plus simple encore que celle de bonnes coupes de tissus. Chez les Graminées, en particulier, ces préparations ont l'avantage de ne pas imposer le traitement désilicifiant, qui est souvent nécessaire pour l'étude anatomique (Bugnon, 1921, p. 25) ; elles présentent encore l'intérêt de n'utiliser que de très petits fragments d'organes et de pouvoir être exécutées sans détériorer de façon sensible les échantillons, ce qui est appréciable lorsqu'il s'agit de parts d'herbier existant à très peu d'exemplaires. La simplicité des techniques utilisables pourrait permettre de joindre les préparations d'épiderme aux coupes dans l'enseignement et d'approfondir ainsi, sans grandes difficultés, l'étude de chaque matériel de démonstration.

CHAPITRE II

DISTRIBUTION GÉNÉRALE DES ÉPIDERMES SUR LE CHAUME ET SES APPENDICES

Duval-Jouve a montré l'étendue des différences anatomiques dissimulées sous l'apparente uniformité des feuilles des Graminées. La diversité de leurs épidermes n'est pas moins considérable. Mais, de même que les dispositions anatomiques laissent apparaître des lois générales, de même la répartition des formes d'épidermes montre des traits constants, qu'il est indispensable de dégager avant d'aborder les comparaisons d'espèces.

§ 1. — Répartition des épidermes sur une feuille.

Duval-Jouve (1875, p. 309) distingue dans l'épiderme les « bandes recouvrant le tissu fibreux hypodermique », les « bandes recouvrant le parenchyme » et les « bandes de cellules bulliformes ». Grob adopte une distinction analogue en poussant plus loin l'analyse des cellules composant chaque bande. Mais son procédé de comparaison, qui consiste à mettre en parallèle les bandes de même catégorie dans toutes les espèces, masque les étroites parentés qui existent entre les bandes d'un même organe.

Le type d'épiderme *n'est pas défini invariablement par la nature du tissu sous-jacent*, comme le croyait Duval-Jouve. Le type d'épiderme le plus complexe de tous : l'épiderme silico-subéreux à parois engrenées peut exister non seulement sur des fibres, mais encore sur du parenchyme lacuneux, sur des organes membraneux réduits à deux épidermes tels que des ligules ou des bords de gaine, sur des tissus turgescents comme ceux du faux nœud où les fibres, d'ailleurs cellu-

losiques, n'ont aucun contact avec la surface. Inversement, des files de cellules longues toutes semblables ol_2n sont fréquemment intercalées au milieu des files différenciées, en contact direct avec les faisceaux fibro-vasculaires des nervures. La présence même des fibres hypodermiques qui ont une origine commune avec les cellules de l'épiderme n'entraîne pas nécessairement un type de différenciation particulier de ces dernières.

Il faut distinguer absolument le *régime de différenciation d'ensemble* de l'épiderme, qui est fonction du niveau sur l'organe, des *modifications locales* liées à la nature des tissus en contact. Par exemple, un épiderme silico-subéreux à cellules jumelées s'étendra sur toute la surface d'une gaine, mais localement, sur les nervures, ses cellules sont plus étroites que sur les bandes recouvrant le parenchyme. La nature de l'épiderme reste la même; les dimensions cellulaires seules varient. Dans d'autres endroits, par contre, la bande recouvrant le parenchyme peut être totalement différente, par sa nature comme par ses dimensions cellulaires, de la bande recouvrant la nervure.

Il y a donc lieu de compléter la notion de bande de Duval-Jouve par la notion de *zone*; nous entendrons par là une portion d'épiderme s'étendant à toute la largeur de l'organe et comprenant en hauteur *toute l'étendue offrant une même composition épidermique*. Une zone sera dite à *disposition uniforme* lorsqu'elle est formée par un épiderme de même type sur toute sa surface; toutes ses bandes sont alors de même nature. Une zone sera dite à *disposition alternée* lorsqu'elle est formée de bandes différentes entre elles. Nous appellerons *disposition carénale* le cas particulier de la disposition précédente, où les nervures forment des carènes plus différenciées que les bandes intermédiaires.

Nous réserverons toujours le nom de *bande*, selon la conception de Duval-Jouve (*Streifen* de Grob), à une étendue épidermique allongée, *définie en fonction d'une unité anatomique sous-jacente*. Une bande peut être ainsi formée d'un seul type d'épiderme, ou bien comprendre des colonnes de natures diverses.

Dans l'ensemble, la constitution épidermique d'une feuille prolonge celle de l'entre-nœud situé en dessous d'elle. L'entre-nœud est recouvert par un épiderme très différencié qui se prolonge à la face externe de la gaine, le raccord de l'un à l'autre étant marqué le plus souvent par un renflement où les cellules sont courtes et moins différenciées, le *faux nœud* (fig. 7). L'épiderme qui recouvre la face externe de la gaine se raccorde de même à celui du limbe par une région où l'élongation et la différenciation sont minimums. La face externe de la feuille et l'entre-nœud qui lui fait suite se comportent donc comme un champ unique, revêtu par des zones étagées qui peuvent enjambrer les régions de raccord.



Fig. 7. — *Triticum vulgare* (Blé Aurore). Épiderme de la base de la gaine et du faux nœud. Les faisceaux fibreux deviennent celluloseux et s'enfoncent au niveau du faux nœud ; les stomates disparaissent (points blancs) ainsi que les cellules siliceuses (points noirs) et les poils. — Gross. $\times 15$.

Sur la face interne, par contre, l'épiderme de la gaine est séparé par une discontinuité totale de celui du limbe : le limbe est recouvert généralement par des épidermes complexes pourvus de *carènes* différenciées séparées par des bandes homogènes formant ou non cellules bulliformes. La gaine, au contraire, porte un épiderme très peu différencié, dépourvu de cellules siliceuses. Entre les deux, la discontinuité est indiquée par la ligule, qui prolonge par sa face ventrale l'épiderme interne de la gaine et s'apparente par sa face dorsale à la face externe des bords de la gaine et aux épidermes complexes de la base du limbe.

Nous prendrons comme exemple le chaume d'une Orge

(*Hordeum distichum* L.) de la variété *Prinzess*. Nous examinerons en premier lieu la feuille terminale, puis les feuilles de la base et les bractées florales, ainsi que les entre-nœuds attenants, ce qui nous permettra de préciser les particularités épidermiques des divers organes.

§ 2. — Feuille terminale d'un chaume d'Orge «Prinzess».

A. — FACE EXTERNE.

1° ENTRE-NŒUD ET GAINÉ. — L'entre-nœud est garni uniformément d'un épiderme silico-subéreux à cellules jumelées et à parois ondulées de type SZL₃ (Pl. II). Les bandes superposées au tissu chlorophyllien ne se distinguent des nervures que par la largeur un peu plus grande de leurs cellules et par la présence de files de stomates. Le même type d'épiderme à disposition uniforme se retrouve sur toute la face externe de la gaine foliaire.

Les bords de la gaine, progressivement amincis jusqu'à ne comprendre que deux épidermes accolés, présentent un type d'épiderme (SZL₃b) à cellules terminées en biseau, qui, vers l'extrême bord, tend vers un épiderme homogène (ol₂b).

Un renflement (faux nœud) marque le raccord de la gaine et de l'entre-nœud et comporte une variation locale de la couverture épidermique.

2° FAUX NŒUD. — Le faux nœud a la forme d'un cylindre relié à la gaine et à l'entre-nœud, qui ont un diamètre moindre, par deux surfaces de raccordement de forme conique. Le cône de raccordement inférieur recouvre le nœud proprement dit, c'est-à-dire l'enchevêtrement vasculaire qui s'étend dans le diaphragme du chaume, tandis que la partie cylindrique et le cône de raccordement supérieur appartiennent à la base de la gaine foliaire, d'où le nom de « faux nœud ». L'épiderme silico-subéreux de la gaine et de l'entre-nœud s'avance sur les cônes de raccordement, mais en présentant, de part et d'autre, les modifications suivantes :

a. Disparition des stomates X ;

b. Effacement de la distinction des nervures, qui deviennent identiques aux plages voisines ;

c. Raccourcissement considérable des cellules, qui affectent localement une disposition irrégulière (type SZl_i) sur le cône inférieur, mais reprennent leur agencement en files sur la partie cylindrique (Pl. II, fig. 5).

d. Amoindrissement de la maturation, puis même de la différenciation des cellules, qui, dans la partie moyenne du cylindre, sont toutes semblables, courtes, pourvues de membranes cellulósiques riches en matières pectiques (Zl_1 et ol_1).

L'examen du développement des jeunes feuilles montre que le cône de raccordement inférieur est différencié très tôt, comme l'enchevêtrement vasculaire qu'il recouvre (fig. 8). Ses tissus sont fortement sclérifiés. La partie moyenne indifférenciée du faux nœud est, au contraire, le dernier vestige de la zone basale d'accroissement de la gaine. Ses tissus, y compris les fibres accompagnant les vaisseaux, sont cellulósiques, compacts et turgescents (fig. 7). Le faux nœud est la partie de la feuille qui reste le plus longtemps malléable et susceptible de modifications. C'est ce qui explique le rôle qu'il joue dans le relèvement géotropique des chaumes.

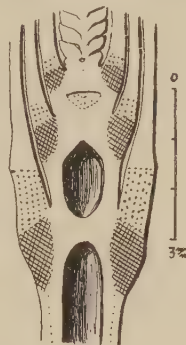


Fig. 8. — Coupe longitudinale d'une jeune rosette d'Orge Prinzess. Figure demi-schématique montrant la formation des faux nœuds. Le quadrillage indique les tissus précocement différenciés recouverts par le cône de raccordement inférieur ; le pointillé, les tissus du faux nœud, turgescents et en voie de cloisonnement.

Les particularités épidermiques que nous avons remarquées à la surface du faux nœud sont liées à la structure de ses tissus profonds ; la disparition des nervures épidermiques correspond à l'enfoncement des faisceaux vasculaires, qui perdent tout contact par fibres avec la surface de l'organe (fig. 7) ; la disparition des stomates est liée à celle des lacunes du parenchyme chlorophyllien, le faux nœud étant constitué par un parenchyme compact à cellules courtes. Le raccourcissement des cellules épidermiques va de pair avec celui des cellules sous-jacentes, comme l'irrégularité de l'épiderme du

cône inférieur avec celle de l'entre-croisement vasculaire qu'il recouvre.

3^o LIMBE. — La structure de l'épiderme de la face externe du limbe est très différente de celle que nous avons observée sur la gaine : au lieu d'un seul type d'épiderme recouvrant uniformément tout l'organe, nous trouvons des épidermes appartenant à des types différents, disposés côte à côte en bandes longitudinales (Pl. III, et fig. 2 de la Pl. XVII).

a. Dans l'axe des nervures, des files de cellules étroites et allongées, intercalées de gros aiguillons et de cellules siliceuses, alternant avec des files de cellules toutes longues et étroites. Cet épiderme donc appartient à un type *mixte* silico-exodermique SP₂ ;

b. Autour des files de stomates qui surmontent les bandes de chlorenchyme, des plages de cellules longues et larges, à parois lisses, intercalées de cellules courtes à petits crochets P₁ ;

c. Dans l'axe des bandes entre nervures et dans l'espace compris entre les nervures et les bandes à stomates, des files de cellules longues à parois lisses, sans cellules courtes ol₂.

La formule de la face inférieure du limbe sera donc :

$$P_2Sl_2n - ol_2 - P_1Xl_2 - ol_2 - P_1Xl_2 - ol_2 - P_2Sl_2n.$$

Vers la base du limbe, les aiguillons P₂ des carènes se raréfient, et les cellules siliceuses restent seules avec des cellules subéreuses Z, tendant vers l'association constante SZ en cellules jumelées.

Le raccordement de l'épiderme uniforme de la gaine avec les épidermes complexes du limbe se fait par le moyen d'une région de transition qui, étroite dans l'axe de la feuille, s'étale vers la périphérie pour recouvrir les oreillettes, très développées dans la feuille de l'Orge (Pl. III, et fig. 9). Cette région, que nous appellerons région auriculaire, est indiquée :

1^o Par un raccourcissement des cellules épidermiques ;

2^o Par une diminution de leur différenciation et de leur maturation ;

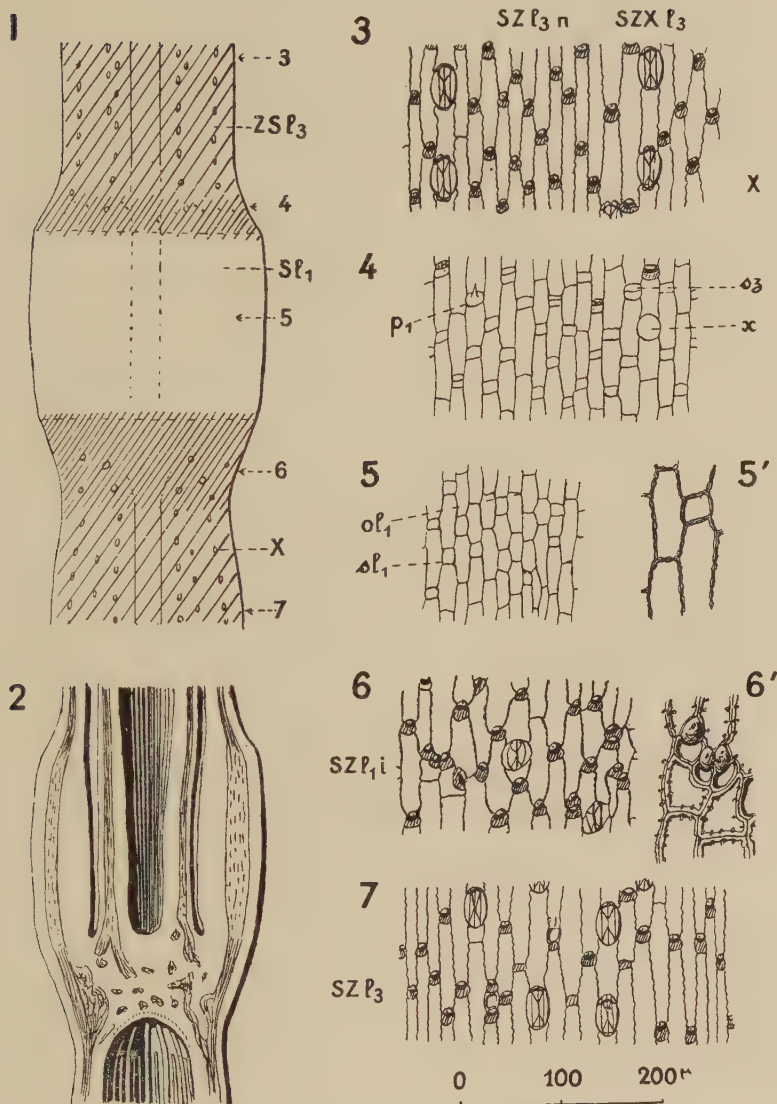


PLANCHE II

Passage de l'entre-nœud à la gaine.

Fig. 1. — Schéma d'un nœud d'Orge *Prinzess*. Une seule nervure est représentée. Les chiffres indiquent la position des surfaces épidermiques représentées en détail dans les figures 3, 4, 5, 6 et 7. Les lettres sont conformes aux conventions indiquées sur la planche I.

Fig. 2. — Coupe d'un nœud montrant l'enchevêtrement des faisceaux fibro-vasculaires et la base renflée de la gaine (faux nœud).

Fig. 3, 4, 5, 6 et 7. — Plages épidermiques prises à des niveaux différents sur l'épiderme externe de la gaine, le faux nœud et l'entre-nœud.

Fig. 5' et 6'. — Portions des figures 5 et 6 vues à un grossissement plus fort.

3° Par la disparition des stomates ;

4° Par des discontinuités dans la disposition en file des cellules.

La multiplication cellulaire qui donne naissance aux oreillettes, fait exceptionnel dans un organe de Graminée, n'est

pas dirigée dans le sens de l'axe. Elle fournit un épiderme indifférencié et irrégulier, où seules les cellules superposées aux nervures sont encore rectangulaires (*ol₁i*, Pl. III).

Les modifications épidermiques de la région auriculaire sont corrélatives de la structure des tissus sous-jacents, épais et turgescents dans l'axe du limbe, minces et de consistance cornée dans les oreillettes, mais toujours compacts et à cellules courtes, comme ils l'étaient dans le faux nœud. Tous ces caractères sont liés au ralentissement final de l'activité du méristème formateur. Ils appartiennent en propre à toutes les régions de raccord entre deux organes. Au point de vue épidermique, ils correspondent seulement à des modifications locales qui ne marquent pas nécessairement une discontinuité dans la nature des zones en contact.

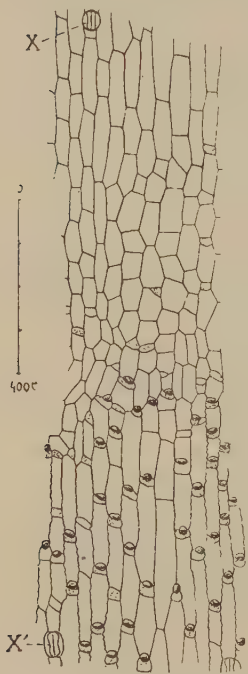


Fig. 9. — Raccourcissement des cellules épidermiques au point de contact de la gaine et du limbe, dans la partie axiale de la feuille (épiderme externe). — X, dernier stomate du limbe ; X', premier stomate de la gaine.

B. — FACE INTERNE.

1° LIMBE. — Chez l'Orge, l'épiderme de la face supérieure du limbe ressemble beaucoup à l'épiderme de la face inférieure. On y remarque la même disposition carénale, avec juxtaposition de bandes de type mixte silico-exodermique P_2Sl_2n sur les nervures, et de bandes à stomates et à crochets séparés par des bandes homogènes à cellules longues *ol₂* (Pl. IV, et fig. 1 de la Pl. XVII). Comme pour la face inférieure aussi, on observe, à mesure que l'on se rap-

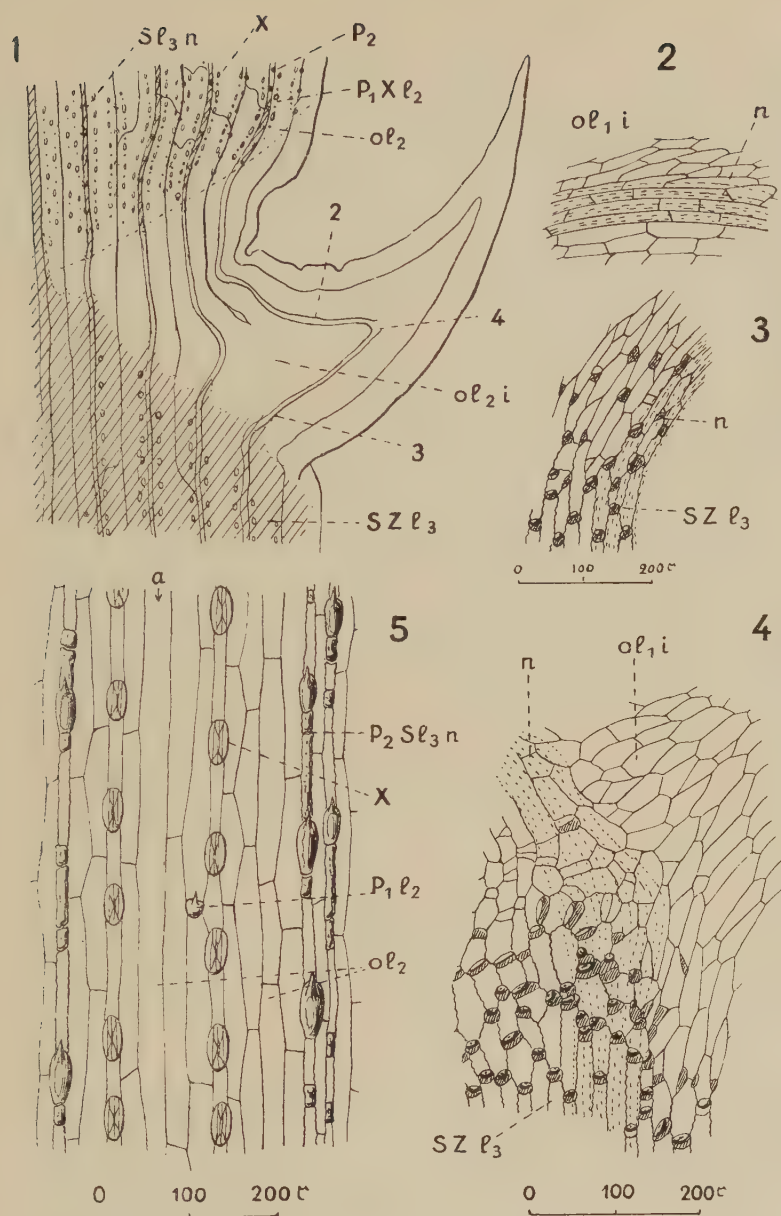


PLANCHE III

Passage de la gaine au limbe. Face externe.

Feuille terminale d'Orge Prinzess.

Fig. 1. — Schéma de la face externe de la feuille au niveau des oreillettes. Les chiffres indiquent l'emplacement des figures de détail 2, 3 et 4. Les files de stomates sont indiquées par des cercles.

Fig. 2, 3 et 4. — Vues de détail montrant le passage de la gaine aux oreillettes. Le parcours des nervures n est indiqué par des pointillés. Les cellules subéreuses sont hachurées.

Fig. 5. — Portion de l'épiderme de la face externe à mi-hauteur du limbe. — a , cellule géante à parois lisses (longueur : 800 μ).

proche de la base du limbe, une multiplication des cellules siliceuses qui envahissent, de part et d'autre de l'axe des nervures, plusieurs files cellulaires, tandis que les cellules longues qui les accompagnent acquièrent des parois ondulées. De place en place on trouve même des cellules jumelées, montrant la tendance à l'établissement du type d'épiderme silico-subéreux SZ.

Vers la base du limbe, on observe un raccourcissement général de l'ensemble des cellules, et la densité des éléments courts, crochets et cellules siliceuses, augmente par suite, pour atteindre un maximum dans la région comprise entre 1 et 2 millimètres au-dessus de la ligule. A ce niveau, les stomates disparaissent, ainsi que beaucoup de nervures secondaires. En dessous de ce niveau, et au contact de la ligule, les cellules sont moins différenciées. Nous sommes là au niveau de la région de raccord entre la gaine et le limbe, que nous avons signalée dans l'étude de la face externe sous le nom de région auriculaire. Cette région, dernier vestige de la zone de croissance du limbe, offre un épiderme à cellules courtes, semé de petits crochets, qui devient homogène vers les bords de la feuille, dans la partie recouvrant les oreillettes: ol_1i . Dans la partie médiane de la feuille, les tissus de la région basale du limbe forment un bourrelet turgescant, où l'on remarque des cloisonnements parallèles à la surface, visibles parfois dans l'épiderme lui-même.

2° GAINÉ. — La face interne de la gaine possède une structure épidermique très spéciale, différente de celle des deux faces du limbe et de celle de la face externe de la gaine (Pl. IV, et fig. 3 de la Pl. XVII). Elle est recouverte en majeure partie de cellules longues à parois droites et celluloses, à cuticule très mince (ol_2). Ces cellules peuvent atteindre *six millimètres* de longueur. Dans les plages à stomates, en dehors des nervures par conséquent, se montrent les seuls éléments courts : quelques cellules à crochets également celluloses (P_1). Les stomates, beaucoup plus rares que sur le limbe, commencent à se montrer à 4 ou 5 millimètres de la ligule seulement. Leur aire de distribution, contrairement

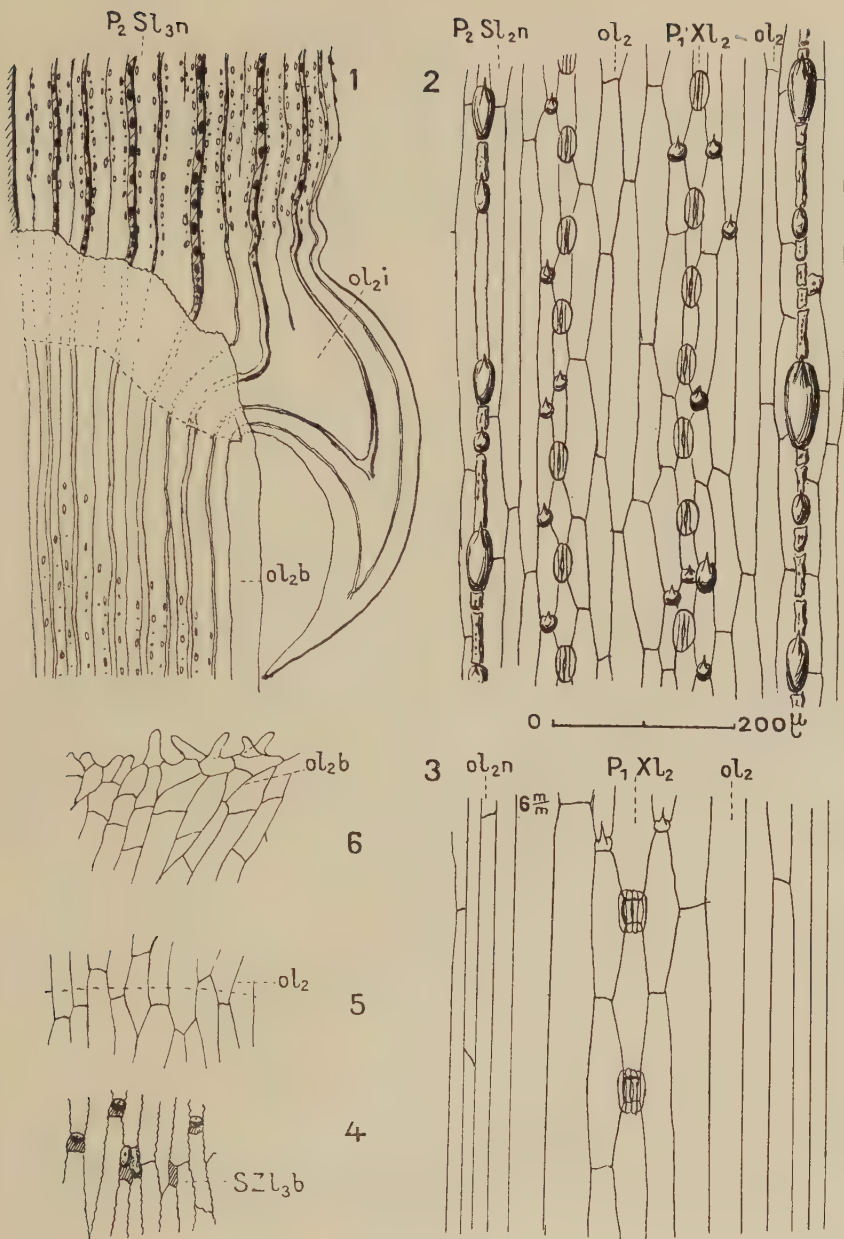


PLANCHE IV

.Passage de la gaine au limbe. Face interne.
Feuille terminale d'Orge Prinzess.

- Fig. 1. — Schéma de la face interne de la feuille au niveau de la ligule.
 Fig. 2. — Vue de détail de l'épiderme de la face interne du limbe.
 Fig. 3. — Vue de détail de l'épiderme de la face interne de la gaine. Les cellules ol_2 atteignent une longueur de 6 millimètres.
 Fig. 4. — Vue de détail de l'épiderme de la face dorsale de la ligule.
 Fig. 5. — Vue de détail de l'épiderme de la face ventrale de la ligule, en continuité avec celui de la gaine ; le pointillé indique le niveau d'insertion de la ligule.
 Fig. 6. — Sommet de la ligule ; face ventrale.

à ce qui a lieu dans les autres régions, débordé celles des autres éléments différenciés. Les nervures ne portent aucune cellule courte et sont indiquées seulement par l'étroitesse de leurs cellules (ol_2n). La formule représentative de cet épiderme serait donc :

$$ol_2n - ol_2 - P_1Xl_2 - ol_2 - ol_2n.$$

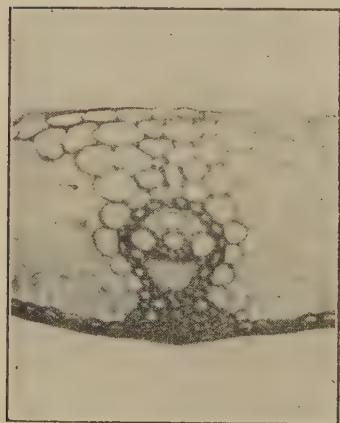


Fig. 10. — Coupe transversale d'une gaine d'Orge *Prinzess*. Liaisons d'un faisceau fibro-vasculaire avec la face interne et avec la face externe de la gaine.

Le contact des faisceaux fibro-vasculaires de la feuille avec l'épiderme, très intime sur les deux faces du limbe et sur la face externe de la gaine, l'est beaucoup moins en ce qui concerne la face interne de la gaine, ce qui explique la faible différenciation de l'épiderme sur les nervures de celle-ci. La liaison des nervures avec l'épiderme se fait le plus souvent, sur cette face, par des cellules allongées à parois minces, non fibreuses (fig. 10). D'autre part, le grand développement des lacunes du parenchyme sous-épidermique donne à la face interne de la gaine un

aspect brillant particulier, très différent de celui des autres parties de la feuille.

3^o LIGULE. — La ligule est formée seulement de deux assises de cellules épidermiques directement accolées. La face dorsale présente quelques éléments différenciés : cellules jumelées SZ et crochets P_1 . La face ventrale, au contraire, ne comprend que des cellules toutes semblables, à parois lisses, ol_2 , qui prolongent directement l'épiderme de la face interne de la gaine (Pl. IV).

La nature de la face dorsale de la ligule est apparentée non à la face interne du limbe, qui en est séparée par une discontinuité, mais à la *face externe des bords de la gaine*. La ligule apparaît donc comme le prolongement des bords de

la gaine, qui présentent exactement la même structure qu'elle et se trouvent en continuité avec elle de part et d'autre du limbe.

En résumé, la feuille terminale de l'Orge *Prinzess* nous a montré :

1° Une zone silico-subéreuse uniforme, sur l'entre-nœud et la face externe de la gaine ;

2° Une zone carénale, sur les deux faces du limbe ;

3° Une zone faiblement différenciée à disposition alternée, à la face interne de la gaine.

Représentons par un trait noir épais les épidermes les plus différenciés, siliceux, S ; par un trait mince les épidermes homogènes, o ; par un trait d'épaisseur intermédiaire les épidermes exodermiques, P. Le schéma de la coupe transversale du limbe établi avec cette convention (Pl. V, fig. 4) montre que, dans le cas de disposition carénale, les types d'épidermes les plus différenciés se trouvent sur la nervure, les moins différenciés dans l'axe de la bande entre-nervures. Cette relation est très générale, abstraction faite de quelques files de cellules homogènes (ol_2n), qui se trouvent intercalées au milieu des files à aiguillons et à silice, dans l'axe des nervures importantes.

A un niveau donné, le nombre des files de cellules épidermiques différenciées comme cellules de nervures est proportionnel au développement du tissu sous-jacent et, par conséquent, à l'importance de la nervure (Voir fig. 18). Ce fait complète la remarque faite par Bugnon (1921, p. 42) :

A l'état adulte, l'importance des divers faisceaux d'une feuille, leur composition histologique et leur position correspondent à leur âge relatif.

Elle permet de trouver dans l'épiderme un nouveau moyen d'étude des lois de la nervation foliaire.

L'épiderme ne porte pas de trace de la présence des anastomoses et des très petites nervures. Ces éléments ne sont pas reliés à l'épiderme par des fibres et, d'autre part, leur différenciation, se produisant en même temps que celles des

cellules courtes, ne peut avoir d'influence sur ces dernières (fig. 11).

Les nervures les plus anciennes sont non seulement les plus larges, mais encore celles qui présentent les types d'épi-

dermes les plus différenciés, et qui les conservent le plus loin vers le sommet de la feuille.

Connaissant cette relation, il devient possible de simplifier les schémas en représentant, non pas la totalité des nervures d'une feuille, ce qui rendrait le dessin illisible, mais *une seule* nervure importante : médiane ou bien latérale de premier ordre correspondant aux cordons principaux de Lignier (1914) et de

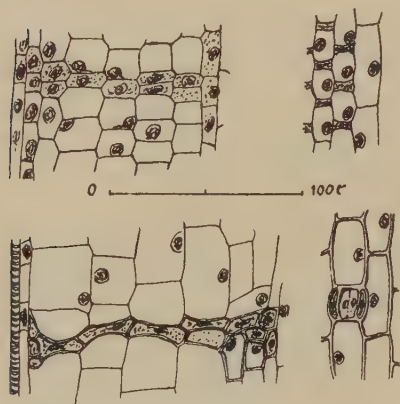


Fig. 11. — Développement des anastomoses. Les figures de gauche représentent l'anastomose en formation à deux stades différents; les figures de droite, l'état de l'épiderme au même moment.

Bugnon (1921). Il est facile d'en déduire la structure des nervures d'ordre inférieur : intermédiaires et marginales (faisceaux surnuméraires de Lignier).

Les files de cellules longues homogènes (*ol*) ne seront pas représentées toutes les fois qu'elles se trouvent isolées au milieu de files différenciées, comme cela a lieu fréquemment sur les nervures (type *oln*). Lorsque, par contre, elles constituent des plages assez étendues, par exemple le tissu bulliforme, ou l'épiderme interne des gaines (type *ol₂*), elles seront laissées en blanc, les signes conventionnels étant réservés pour indiquer la nature des éléments différenciés : hachures pour les éléments silico-subéreux S et Z, pointillés pour les éléments exodermiques P. Les traits et les points seront d'autant plus rapprochés que les cellules différenciées seront elles-mêmes plus serrées sur les plages épidermiques. La taille des points sera proportionnelle aux dimensions des cellules exodermiques qu'ils figurent : petites cellules à crochets P_1 ou aiguillons de plus ou moins grandes dimensions P_2 .

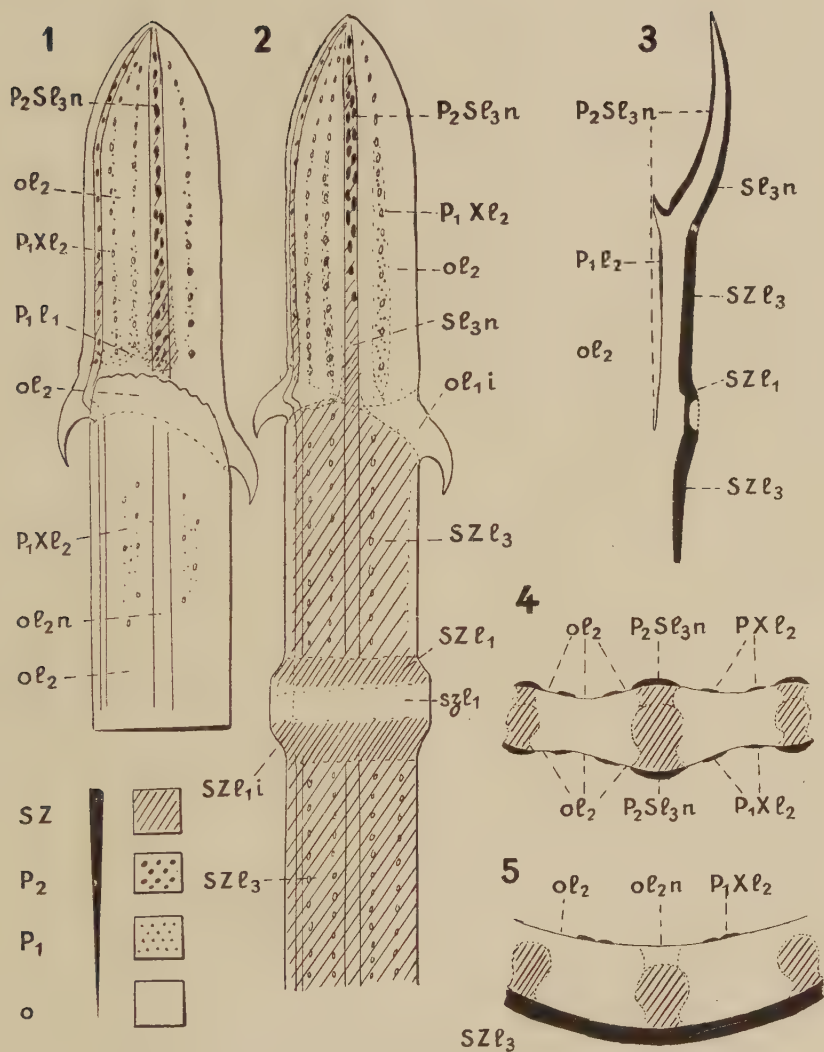


PLANCHE V

Répartition des épidermes sur une feuille.

Feuille terminale d'Orge Prinzess.

Fig. 1. — Schéma de la face interne.

Fig. 2. — Schéma de la face externe. Dans ces deux schémas, une seule nervure importante est représentée, ainsi qu'une nervure accessoire, à gauche.

Fig. 3. — Schéma de la coupe longitudinale; l'épaisseur du trait est proportionnelle à la différenciation des épidermes à la fois sur les nervures et les bandes internervales.

Fig. 4. — Schéma de la coupe transversale du limbe.

Fig. 5. — Schéma de la coupe transversale de la gaine.

L'examen des figures établies selon ces conventions (Pl. V) permet de dégager rapidement les traits généraux de la distribution des épidermes de la feuille et de retracer l'histoire de leur formation. L'extrême pointe du limbe correspondant à la partie formée par croissance apicale (Bugnon, 1921) ne comprend souvent que des cellules toutes semblables, ol_1 . Puis le fonctionnement de la zone de croissance basale fournit un limbe pourvu d'épidermes à disposition carénale sur ses deux faces, la différenciation des épidermes produits croissant régulièrement. Au moment de l'apparition de la gaine, le fonctionnement se modifie, et le nouvel organe qui se forme à la base de la feuille possède deux faces très dissemblables. Son épiderme interne, très simple dès le haut, reste presque partout totalement indifférencié. Son épiderme externe, au contraire, atteint d'un bout à l'autre un très haut degré de différenciation et se trouve être exactement de même nature que l'épiderme de l'entre-nœud, qui se développe au-dessous.

La disposition des zones est loin d'être toujours celle que nous venons d'observer sur une feuille d'un niveau déterminé sur une plante d'une espèce donnée. La zone silico-subéreuse peut s'étendre très loin sur la face externe du limbe ou bien ne pas recouvrir même la face externe de la gaine. Mais des dispositions générales persistent :

1° Discontinuité à la face *interne*, la gaine étant très simple, dépourvue de silice, le limbe très différencié et construit sur le mode carénal ;

2° Progression de la différenciation depuis le sommet jusqu'à la base sur la face *externe*, l'entre-nœud présentant les épidermes les plus différenciés de tous, la gaine appartenant à un type intermédiaire entre l'entre-nœud et le limbe ;

3° Présence de régions de raccord, marquées par des arrêts d'élongation, de maturation et parfois de différenciation, entre le limbe, la gaine et l'entre-nœud. Ces régions sont souvent le siège d'un grand développement d'éléments exodermiques : crochets, poils. Elles ne portent pas de stomates.

4° Extension maximum des plages différenciées sur les nervures, sauf en ce qui concerne la face interne de la gaine,

qui doit être opposée à toutes les autres parties de la feuille.

Compte tenu de ces dispositions générales, les diverses feuilles d'un chaume présentent entre elles d'importantes différences, que nous allons analyser.

§ 3. — Différences épidermiques entre les appendices d'un même chaume.

Les différences de plan épidermique que l'on relève entre les appendices successifs d'un chaume laissent apparaître une série continue depuis les bractées florales : glumes et glumelles, jusqu'aux écailles ou aux feuilles primordiales, en passant par toute la succession des feuilles aériennes. Nous allons décrire brièvement les autres parties du chaume d'Orge dont nous avons examiné la feuille terminale, ce qui nous permettra de préciser la nature et le sens des variations.

A. — FEUILLES DE LA BASE DU CHAUME.

Le chaume principal d'une touffe de Céréale, d'une Orge, par exemple (fig. 12), comprend :

1° A la base, une partie végétative formée de cinq ou six entre-nœuds, courts, avec des nœuds porteurs de racines et de chaumes latéraux ;

2° Au-dessus du niveau du sol, le chaume proprement dit (partie préflorale), formé de cinq ou six entre-nœuds, de



Fig. 12. — Schéma des chaumes d'un pied d'Orge *Prinzess* récolté avant complète maturité (trois mois après le semis : 8 avril-8 juillet 1930). Les proportions des longueurs des entre-nœuds sont respectées à l'exception de celles des entre-nœuds de la base, figurés en double trait. Les racines, bourgeons et faux nœuds sont indiqués schématiquement au niveau des nœuds correspondants.

taille régulièrement croissante, séparés par des nœuds sans bourgeons ni racines visibles.

Les feuilles de la partie préflorale se distinguent de celles de la partie végétative par le renflement cylindrique qui marque la base de leur gaine. Le développement de ce renflement ou faux nœud semble lié à l'avortement des racines et des bourgeons correspondants.

Les cinquième et sixième feuilles au-dessous de l'épi présentent en général des formes de transition, où le faux nœud est encore visible mais très court, et où les ébauches de racines se montrent sous forme de bourrelets qui n'arrivent pas à percer la gaine. Les bourgeons axillaires correspondants atteignent quelques millimètres de longueur, mais ne paraissent pas non plus à l'extérieur. La topographie épidermique de ces feuilles montre, comme leur morphologie, des états de transition entre le type foliaire basal et le type apical.

Considérons, par exemple, la plus basse des feuilles présentant un faux nœud, la huitième feuille du chaume (fig. 6, Pl. VI). La base de sa gaine est bien recouverte par un épiderme silico-subéreux à disposition uniforme SZl_3 , comme l'était la gaine de la feuille terminale. Mais, au sommet de la gaine n° 8, on constate que le type d'épiderme silico-subéreux n'existe plus que sur les nervures, les bandes intermédiaires étant occupées par des files de cellules à petits crochets P_1l_1 et des files homogènes de cellules longues à parois lisses ol_1 . Au lieu de la disposition uniforme, l'épiderme affecte donc la disposition en bandes dissemblables, à nervures très différenciées, que nous avons appelée « disposition carénale ». Au delà du bourrelet de transition entre la gaine et le limbe, l'épiderme externe du limbe montre également une disposition carénale, mais plus simple que celle de la feuille n° 11 : les cellules à crochet des bandes comprises entre les nervures sont plus rares et souvent même font totalement défaut, de telle façon que la formule se simplifie pour devenir :

$$P_2l_2n - ol_2 - P_2l_2n.$$

L'épiderme interne du limbe donne lieu à la même remarque et répond à la même formule. L'épiderme interne de la gaine

montre aussi une simplification : les cellules à crochets P_1 , abondantes dans celui de la feuille n° 11, font ici totalement défaut.

Ainsi les zones épidermiques que nous avons signalées dans la feuille terminale se retrouvent dans la huitième feuille, mais n'occupent pas la même position : elles ont reculé en quelque sorte vers la base de la feuille, et c'est le sommet de la gaine qui présente, quant à son épiderme externe, la disposition que nous trouvions sur le limbe.

La différence devient encore plus frappante si nous examinons la feuille n° 6, qui, n'ayant plus à proprement parler de faux nœud et montrant des ébauches de racines saillantes sous la base de sa gaine, prend tout à fait les caractères d'une feuille basale. Cette fois, la disposition carénale des épidermes envahit la totalité de la face externe de la gaine et, dans les bandes comprises entre les nervures, les cellules homogènes à parois lisses ol_2 s'avancent jusqu'au contact de l'entre-nœud (fig. 7, Pl. VI). L'épiderme de l'entre-nœud, au lieu d'être de type pur silico-subéreux, montre, de place en place, des cellules à petits crochets P_1 .

La simplification progressive des épidermes foliaires se poursuit jusqu'à la base de la plante. Si l'on examine la première feuille (fig. 8, Pl. VI), située immédiatement au-dessus de la piléole, on constate la disparition presque totale des éléments silico-subéreux et l'extension de la disposition carénale à l'entre-nœud lui-même, revêtu de cellules longues à parois lisses intercalées de poils Pl_2 et ol_2 , avec des nervures portant des cellules à silice et des aiguillons peu sclérifiés.

Le limbe de la première feuille montre également une très grande simplification de ses épidermes : les nervures sont étroites, comprennent très peu de files cellulaires et perdent, au sommet du limbe, toute espèce de différenciation, en se fondant dans un épiderme homogène à parois lisses ol_2 . Les aiguillons P_2 qui marquent les carènes s'élèvent d'autant plus haut et se rapprochent d'autant plus du sommet du limbe que la nervure qui les porte est plus importante et, par conséquent, plus précocement formée.

Le premier des appendices de la germination : la piléole

offre, au point de vue des épidermes, une extrême simplicité : elle est recouverte en entier, tant à l'extérieur qu'à l'intérieur, d'un épiderme homogène formé de cellules à parois lisses ol_2 . Ses deux nervures mêmes ne portent que des cellules indifférenciées.

B. — GLUMES ET GLUMELLES.

Les glumes de l'Orge *Prinzess*, étroites et allongées (fig. 4, Pl. VI), possèdent à leur face externe une carène dorsale fortement indiquée, garnie d'aiguillons P_2 à sa partie supérieure et de poils P à sa base, ces deux catégories de cellules exodermiques présentant entre elles toutes les formes de passage. De part et d'autre de la nervure principale, deux petites nervures offrent, sur une moindre largeur, un aspect analogue.

Entre les nervures, et surtout à la base de la glume, apparaissent des cellules à pointe courte, intercalées dans les plages d'épiderme de type silico-subéreux à parois ondulées SZP_{ol_3} . Elles accompagnent toujours les épidermes les plus complexes et les plus fortement différenciés.

La face interne de la glume porte, à sa partie supérieure, des cellules à crochet P_1 qui passent insensiblement aux aiguillons P_2 de la partie effilée en arête. La partie moyenne est recouverte d'un épiderme silico-subéreux SZL_3 , avec des intercalations de plages à cellules courtes isolées Zl_3 et à cellules homogènes étroites ol_2n . Au total, la glume apparaît, au point de vue épidermique, comme un organe plus fortement différencié que ne le sont les feuilles.

L'épiderme des glumelles est encore plus fortement différencié que celui des glumes. Les fibres sous-épidermiques y

Fig. 4. — Glume.

Fig. 5. — Feuille du sommet du chaume (onzième feuille).

Fig. 6. — La plus basse des feuilles pourvues d'un faux nœud (huitième feuille).

Fig. 7. — La plus élevée des feuilles dont le nœud porte des racines (sixième feuille).

Fig. 8. — La première feuille de la germination après la piléole.

Dans toutes ces figures, la face interne de l'appendice est représentée à droite, la face externe à gauche.

Les éléments silico-subéreux sont figurés par des hachures, les éléments exodermiques par des pointillés, les cellules à pointe courte par un quadrillage oblique.

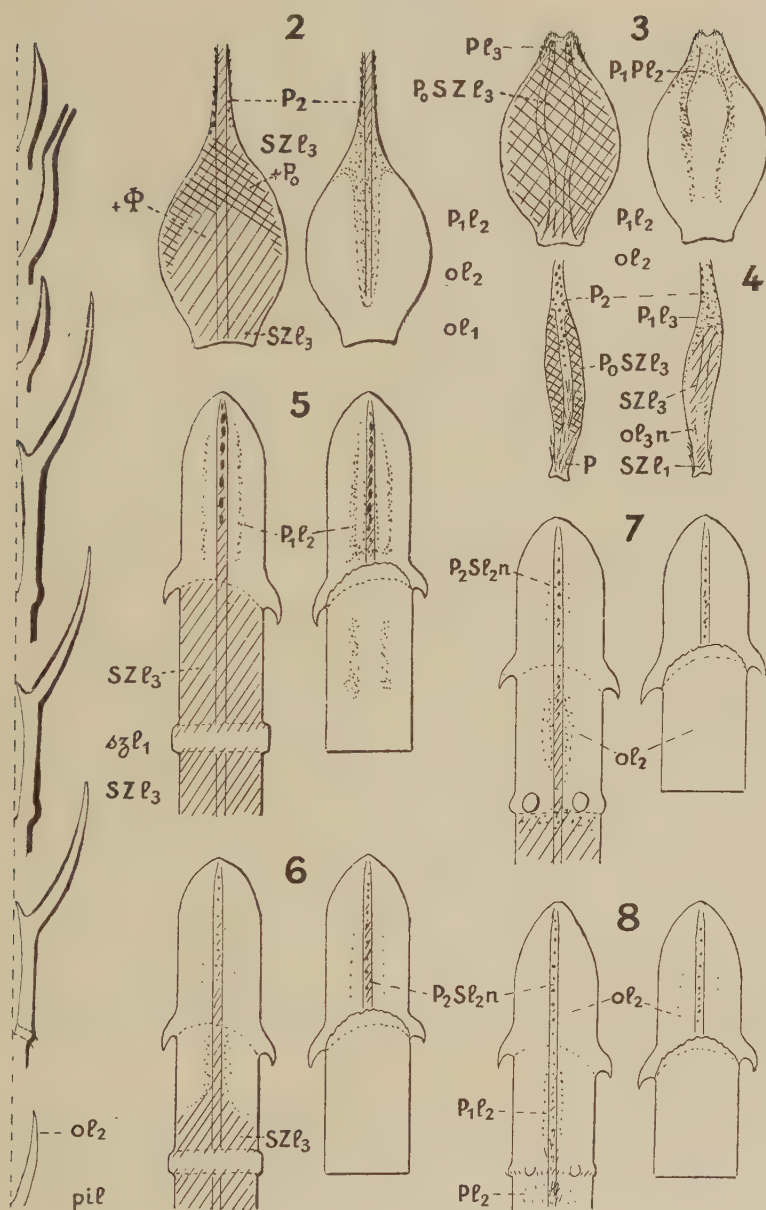


PLANCHE VI

Répartition des épidermes sur un chaume.

Appendices d'un chaume d'Orge Prinzess.

Fig. 1. — Schémas en coupe longitudinale depuis la piléole (*pil.*) jusqu'aux glumelles.

Fig. 2. — Glumelle inférieure.

Fig. 3. — Glumelle supérieure.

(Pour la suite des numéros, voir page 162 en bas.)

prennent un plus grand développement, arrivant à doubler la face externe sur presque toute sa superficie. En fonction de cette disposition, les plages à stomates se réduisent et sont cantonnées dans le haut de la glumelle et sur l'arête. L'épiderme de la face externe des glumelles est presque partout de type silico-subéreux ; il comprend, en outre, de nombreuses cellules à pointe courte, P_0 , surtout dans la partie supérieure et les régions marginales. L'aire des cellules à pointe courte est plus étendue sur la glumelle supérieure que sur la glumelle inférieure (Pl. VI, fig. 2 et 3).

Les cellules épidermiques situées à la base des glumelles sont de petite taille ; leurs dimensions augmentent régulièrement lorsqu'on s'élève le long de la glumelle, atteignant un maximum dans la région moyenne, celle de la plus grande largeur de l'organe. Le diamètre des cellules à pointe courte varie ainsi de 6 à 30 μ .

La face interne des glumelles se compose de deux parties très différentes : 1° la partie basale, concave, montre un épiderme très simple, formé de cellules longues homogènes ol_2 , avec des bandes à crochets P_1l_2 le long des nervures ; sur les bords, cet épiderme prend la structure que nous avons décrite pour les bords des gaines, avec des cellules longues et étroites terminées en biseau ol_2b ; 2° la partie apicale, c'est-à-dire la face interne de l'arête pour la glumelle inférieure, est recouverte d'un épiderme complexe formé de bandes de type silico-exodermique SZl_3 et d'aiguillons P_2 . Un vestige de cette disposition apparaît dans la structure des deux pointes qui terminent les carènes de la glumelle supérieure (fig. 3, Pl. VI).

Les dispositions que nous venons de décrire : extension des aires à stomates plus grande sur les glumes que sur les glumelles, avec variation en sens inverse de l'extension des fibres sous-épidermiques ; augmentation de taille des éléments cellulaires à partir de la base des glumes et des glumelles ; faible différenciation de la face interne des glumelles, qui est revêtue d'un épiderme exodermique dépourvu de silice, sont des caractères généraux que nous retrouverons dans la grande

majorité des bractées florales (Cf. fig. 42 et 65, et fig. 1 et 2 de la Pl. XVIII).

§ 4. — Gradation des épidermes sur le chaume.

De la base au sommet du chaume que nous venons d'étudier, les différences épidermiques entre les appendices successifs se ramènent à une extension de plus en plus grande des types d'épidermes les plus différenciés.

Nous désignerons sous le nom de *gradation* cette disposition qui semble très générale chez tous les chaumes florifères.

Divers auteurs (Voir Kirchner, Lœw, Schröter, Wangerin, 1908-1912 ; Christiansen-Weniger, 1927) ont signalé des différences épidermiques entre les feuilles du sommet et les feuilles de la base de certaines Graminées. Ces différences sont généralement interprétées comme dues aux conditions de la croissance. Nous y voyons quelque chose de plus, car la très grande majorité des chaumes présentent cette disposition, quelles que soient les conditions : les feuilles basses sont toujours peu différenciées au point de vue épidermique ; les feuilles hautes le sont toujours beaucoup plus.

Selon les espèces, l'écart peut être plus ou moins grand :

1° Chez les Graminées à cycle végétatif très court : *Mibora annua*, *Poa annua*, par exemple, la floraison survient à l'état *infantile*, alors que le chaume n'a ébauché que quelques feuilles. Dans ces conditions, les feuilles du sommet sont très peu différenciées (fig. 4, 5 et 6, Pl. VII). Ces espèces peuvent être considérées comme des formes *néoténiques*.

2° Chez les Céréales, comme l'Orge qui nous a servi d'exemple, le nombre des feuilles portées par le chaume est plus grand, mais *le caractère juvénile persiste* et, sur la feuille terminale, la face externe du limbe présente encore la disposition carénale propre à l'ensemble des feuilles basses ;

3° Enfin, chez les Graminées junciformes comme les *Ammophila*, *Stipa*, *Elymus*, la gradation est très forte, et la face externe du limbe est recouverte en totalité par les épidermes de type silico-subéreux, souvent doublés d'une ou plusieurs couches continues de fibres sous-épidermiques. Ce sont des

plantes à caractère sénile précoce (fig. 1, 2 et 3 de la Pl. VII).

La série progressive constituée par les feuilles se prolonge, au sommet du chaume, par les glumes, — qui sont plus différenciées que les feuilles au point de vue épidermique, — et, à la base, par les écailles des bourgeons et des rhizomes, qui le sont moins.

Chez les Hordées et les tribus voisines, la gradation se poursuit encore dans les glumelles, qui portent des épidermes fortement différenciés. Chez certains genres, cependant, un fléchissement se manifeste tout au sommet, la glumelle supérieure (*Nardus*) ou les deux glumelles (*Lepturus*) restant membraneuses et indifférenciées.

L'allure de la gradation des épidermes le long d'un chaume peut être rapidement trouvée par la recherche des *régions de transition* ou de contact entre la zone silico-subéreuse et la zone carénale.

Chez les feuilles basses et les écailles, la région de transition est unique et se trouve presque toujours située à la base de l'appendice, au niveau de son raccord avec l'entre-nœud. Elle remonte chez les feuilles plus élevées, leur gaine passant graduellement, *parfois par îlots disjoints*, dans le domaine silico-subéreux uniforme. La feuille terminale de l'Orge que nous avons décrite rentrait dans ce cas. Chez les feuilles supérieures des Graminées junciformes, la zone silico-subéreuse parvient à envahir toute la face externe de la feuille ; la région de transition n'existe donc plus, ayant atteint le sommet du limbe.

Tenant compte de ces remarques, on réduira au minimum

Suite de la légende de la planche VII.

type des Graminées fructifiant à l'état juvénile : *Mibora verna*, *Poa annua*, beaucoup de Graminées aquatiques.

Type sénile :

- Fig. 1. — Feuille terminale.
Fig. 2. — Feuille de la base.
Fig. 3. — Écaille du rhizome.

Type juvénile :

- Fig. 4. — Feuille terminale.
Fig. 5. — Feuille de la base.
Fig. 6. — Piléole.

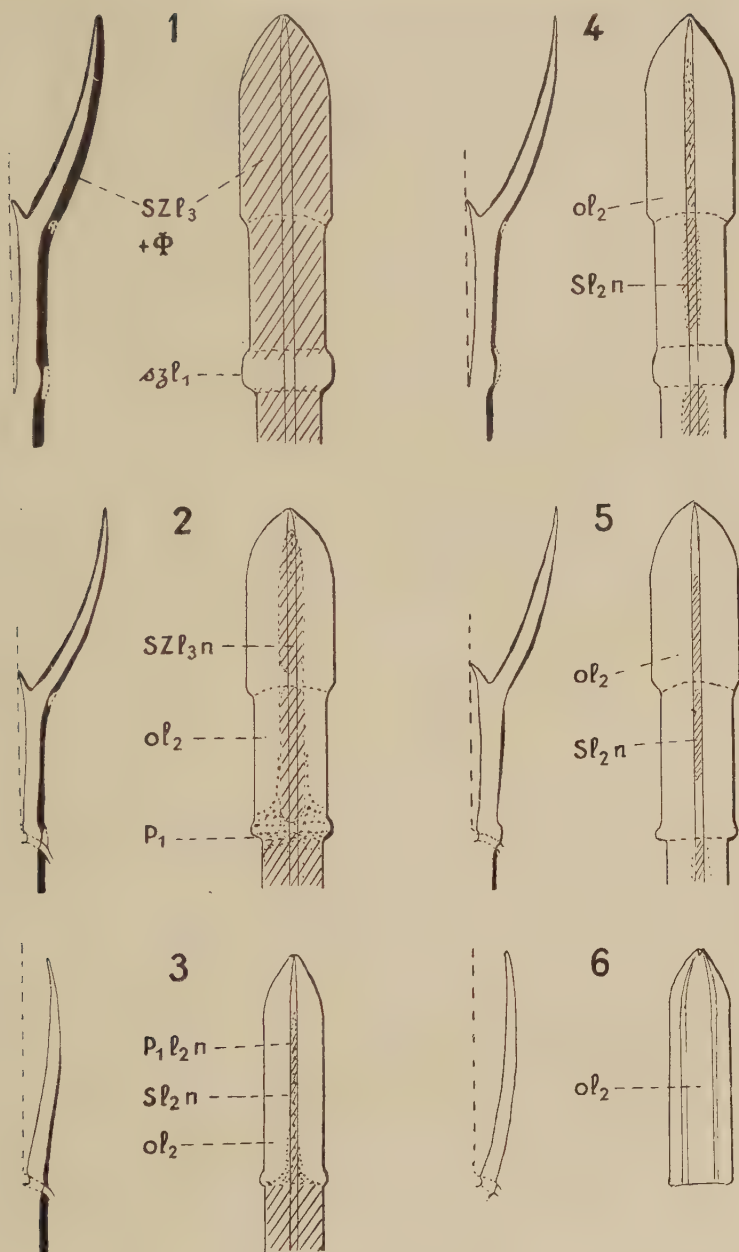


PLANCHE VII

Types de gradation des épidermes (Voir suite de la légende page 166.).

Schéma de deux Graminées, l'une à épidermes très différenciés : type des Graminées junciformes : *Psamma arenaria*, *Elymus junceus*, etc.; l'autre à épidermes très simples :

les opérations de prélèvement et d'examen en regardant seulement la dernière feuille sous l'inflorescence et en recherchant de suite l'emplacement de sa ou de ses régions de transition. Cela permet de négliger les grandes surfaces épidermiques à structure constante, dont l'étude n'offrirait aucun intérêt.

Nous avons été amenés à rapprocher la gradation des épidermes des multiples différences qui apparaissent entre les parties successives lorsqu'on s'élève le long du chaume : avortement des bourgeons et des racines, élongation de plus en plus forte des entre-nœuds, variation de l'insertion de la feuille, qui se fixe de plus en plus haut sur le nœud, développement de plus en plus marqué du bourrelet basal des gaines ou faux nœud, variations régulières dans la taille des gaines et des limbes. Cela nous a conduit à chercher une explication de cette disposition, non dans l'intervention de causes extérieures, mais dans celle de l'influence florale elle-même.

MM. Blarighem et Miège (1914), puis Athanasoff (1928) ont démontré que, de la base au sommet du chaume, la structure anatomique se modifie dans le sens d'une simplification de l'appareil vasculaire. Nous avons constaté que le revêtement épidermique, par contre, se complique non moins régulièrement. Ces deux variations semblent l'expression d'une même polarité générale du chaume, et il est naturel d'attribuer cette polarité à la présence au sommet de l'axe d'un élément de dissymétrie : l'inflorescence. Le développement des organes sexuels est très précoce chez les Graminées, et l'épi est déjà reconnaissable sous forme d'un petit axe allongé à une époque où les épidermes des feuilles supérieures du chaume sont encore loin d'être différenciés. Or, nous avons vu que les feuilles du chaume sont d'autant plus transformées, plus différentes des feuilles de la partie végétative basale, qu'elles sont plus proches de l'inflorescence, et le maximum d'extension des plages épidermiques les plus différenciées est atteint dans les appendices floraux, les glumes en particulier.

De même, les épidermes les plus différenciés à chaque étage

se trouvent sur la base de la gaine et sur l'entre-nœud, c'est-à-dire sur les parties formées en dernier lieu.

Dans l'ensemble, et toutes réserves faites sur des anomalies de détail, il est donc possible de dire que, pour une espèce donnée, les épidermes des faces externes des appendices présentent une différenciation d'autant plus considérable que le stade de maturation des ébauches florales est plus avancé au moment où ils se constituent.

L'accélération du vieillissement des tissus d'un étage à l'autre est limitée par deux événements : la floraison et la fructification, qui épuisent le chaume et arrêtent le déroulement de tous les autres phénomènes. L'allure de la distribution des épidermes exprime donc le compromis entre les deux catégories de transformations subies par la plante : les Graminées à vieillissement rapide et à floraison tardive parviennent à une haute différenciation de leurs épidermes ; les Graminées annuelles sont arrêtées très tôt dans leur différenciation, ce qui explique le caractère infantile de leurs feuilles (cas de *néoténie*).

En résumé, la simplicité épidermique des feuilles basales d'un chaume est avant tout un aspect de leur caractère général de *feuilles juvéniles*. Dans beaucoup de familles végétales, les feuilles juvéniles ont une morphologie particulière qui les signale à l'attention. Chez les Graminées, elles ont à peu près le même aspect que les autres feuilles, à la consistance près. L'examen attentif de leurs tissus peut seul montrer chez elles une moindre différenciation que dans les feuilles du sommet, *les variations de l'épiderme ne faisant que suivre celles de toute l'anatomie*. L'étude de l'épiderme offre donc l'intérêt de mettre en évidence, avec une grande netteté, la progression : feuilles juvéniles, feuilles végétatives, feuilles d'inflorescence, peu sensible à première vue chez les Graminées.

D'une façon très générale, le chaume des Graminées apparaît donc, par ses épidermes comme par son anatomie, semblable à une hampe florale plutôt qu'à une véritable tige. C'est ce qui explique sa constance et sa valeur au point de vue

de la distinction des espèces. Nous allons constater que les modifications dues aux circonstances externes, pour considérables qu'elles apparaissent au premier abord, ne sont pas susceptibles de modifier ces caractères en qualité et respectent le plan fondamental de la topographie foliaire.

CHAPITRE III

VARIATIONS DUES AU MILIEU

Une étude complète de l'influence du milieu sur la structure des épidermes des Graminées nécessiterait une très longue discussion et sortirait du cadre d'un exposé anatomique. Cependant, avant d'aborder l'étude systématique, il est indispensable de préciser la nature des modifications qui interviennent. Faute d'une distinction nette entre caractères constants et caractères variables, toutes les conclusions que l'on pourrait tirer de la comparaison des épidermes seraient susceptibles d'être entachées d'erreur.

§ 1. — Observations relatives à l'influence du milieu sur la différenciation des épidermes.

Les travaux de divers auteurs, de M. Costantin en particulier (Voir Costantin, 1885 et 1886 ; Mer, 1884), ont montré l'influence profonde que pouvait exercer la submersion sur la formation des stomates et des poils. On pourrait être tenté d'en conclure que la plasticité de l'épiderme enlève tout intérêt systématique aux caractères qu'il peut présenter. Un examen plus approfondi montre qu'un jugement aussi simple serait contraire à la vérité et amènerait à négliger un précieux instrument d'investigation.

En effet, les travaux que nous venons de citer n'ont pas seulement montré la variabilité des stomates, ils ont encore mis en évidence trois faits d'une très haute importance :

1^o Les variations de l'épiderme sont toujours corrélatives de tout un ensemble de variations anatomiques. La différenciation peut être enrayée, mais les liaisons anatomiques sont toujours respectées. La position des éléments épider-

miques existants est invariable par rapport aux tissus sous-jacents (1) ;

2° Les modifications des divers éléments de l'épiderme : poils, stomates, sont simultanées (Costantin, 1886, p. 140). La marche de la différenciation est modifiée dans le même sens pour tous, comme elle l'est pour l'ensemble des tissus de l'organe ;

3° L'influence du milieu sur la formation de l'épiderme est indirecte : les éléments épidermiques commencent à se différencier, alors qu'ils sont encore enfermés dans le bourgeon et soustraits à toute action immédiate (Costantin, 1886, p. 132).

On doit donc considérer les modifications de l'épiderme comme liées à l'état végétatif général de la plante et non pas comme résultant d'une réaction directe des cellules épidermiques au contact du milieu extérieur. Dans ces conditions, les caractères de l'épiderme prennent exactement la même valeur que ceux des autres tissus, les uns comme les autres pouvant être amoindris lorsqu'on éloigne beaucoup une plante de ses conditions normales de végétation.

Dans la famille des Graminées plus encore que dans toute autre, la protection des jeunes organes est poussée à un haut degré de perfection. La phase correspondant à la croissance apicale de la feuille se déroule à l'abri d'une coiffe formée par la superposition de toutes les feuilles plus anciennes. Ensuite les zones de croissance, situées à la base des organes, sont protégées par un emboîtement de gaines tubulaires, de telle façon qu'elles ne parviennent au jour qu'une fois munies d'épidermes entièrement différenciés et lorsqu'elles ont presque achevé leur maturation. Dans ces conditions, le milieu interne où se décide la topographie épidermique reste constant : les jeunes tissus, uniformément placés dans un atmosphère humide et dans une demi-obscurité, ne peuvent manifester dans leur organisation que des tendances indépendantes des circonstances extérieures.

(1) Devaux a démontré que les *conditions internes* qui fixent l'emplacement des stomates persistent, même après la formation d'une couche subéreuse, et déterminent alors l'apparition de lenticelles aux mêmes endroits (DEVAUX, 1901, p. 222).

Le milieu qui environne la plante n'agit guère que *sur le déroulement d'une structure élaborée sans son intervention*, c'est-à-dire sur la maturation des cellules et sur la vitesse de déboîtement des organes.

La faiblesse de son influence qualitative est montrée par le fait que les épidermes les plus différenciés recouvrent les entre-nœuds, les gaines supérieures et les bractées florales, c'est-à-dire les parties qui, déboîtées en dernier lieu, bénéficient, pendant toute la durée de leur formation, du maximum de protection. Au contraire, les premiers organes d'une germination : mésocotyle, piléole, premières feuilles, qui sont exposés très tôt, sans protection, au contact de l'air sec, ont des épidermes de type très simple, très pauvres en éléments différenciés. A s'en tenir à l'action seule du milieu *au moment de leur formation*, la zonation des épidermes d'une feuille et la gradation le long d'un chaume devraient donc être précisément l'inverse de ce qu'elles sont en réalité. *Une fois le déboîtement accompli*, l'étagement des épidermes de la plante devient, il est vrai, conforme aux exigences du milieu. Mais, comme ces épidermes n'ont pas été différenciés sur place, il faudrait aller chercher très loin la raison de ce dispositif : adaptation ou pré-adaptation, sélection ou variation orientée, hypothèses également en dehors de ce que nous pouvons discuter dans les limites de notre exposé.

Aucun type d'épiderme n'est lié à un milieu déterminé. S'il en était ainsi, les organes submergés ne devraient présenter, par exemple, que des épidermes simples, les organes croissant en milieu sec, que des épidermes silico-subéreux. Or, il en est tout autrement : les Graminées aquatiques montrent bien une structure épidermique simple, à larges bandes de cellules homogènes à parois droites et minces, mais, sur les nervures de leurs gaines et de leurs entre-nœuds (fig. 13), on observe de nombreuses cellules siliceuses. Les poils et les stomates peuvent avorter en plus ou moins grand nombre ; le type d'épiderme siliceux, qui est précisément le plus différencié de tous, conserve ses caractères et sa répartition normale. On ne peut donc prétendre que ce soit un épiderme xérophile dû à l'action de l'air sec. Attribuer

au milieu aquatique la rareté générale des éléments différenciés serait également une hypothèse discutable, car diverses Graminées aériennes : *Mibora verna*, *Nardurus tenellus*, *Poa annua*, ont une structure épidermique tout aussi simple. Il semble bien plutôt que les particularités épidermiques des

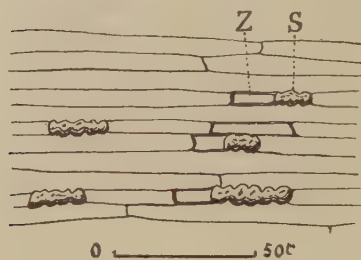


Fig. 13. — Épiderme d'un entre-nœud submergé de *Glyceria fluitans*.

plantes aquatiques soient liées à leur caractère général d'« infantilisme » de faible différenciation, qui peut être aussi bien un caractère préexistant qu'un caractère dû au milieu. Les caractères cellulaires qui paraissent réellement imputables aux conditions de croissance : minceur des parois, réduction ou absence de leurs ondulations, faiblesse

de leur cutinisation, avortement partiel ou total des poils et des stomates, sont des caractères de maturation qui ne changent pas la qualité et la disposition des plages épidermiques.

§ 2. — Expériences relatives à l'influence des divers facteurs.

A. EAU. — Les variations de tous les facteurs externes exercent des répercussions sur la croissance des cellules, sur l'épaississement et les modifications de leurs membranes. Toutes ces actions se superposent, et il est souvent assez difficile de les isoler d'une façon assez précise pour faire la part exacte de chacune. Mais ces données sont inutiles pour le travail qui nous occupe et qui exige seulement la connaissance de l'*amplitude maximum* des variations possibles. Les expériences que nous allons décrire ne sont pas destinées à fournir une analyse complète de l'influence des divers facteurs. Elles doivent être considérées avant tout comme un contrôle de la stabilité des caractères employés. Les termes extrêmes sont, à cet égard, les plus intéressants, que les variations des divers facteurs soient prises isolément ou simultanément. Certaines espèces d'*Agropyrum*, qui seront étudiées spécialement au point de vue épidermique, se sont

montrées un excellent matériel d'expérimentation capable de se développer en supportant des changements de milieu d'une grande amplitude.

Dans toutes les expériences faites, nous avons tenu compte des précautions suivantes :

1^o Ne comparer que des organes appartenant à des portions d'un même rhizome, préalablement fragmenté ;

2^o Ne tenir compte que des organes ayant subi leur évolution complète dans le milieu d'expérience.

De cette façon, le matériel était certainement d'une homogénéité parfaite, et l'influence étudiée pouvait s'exercer dès les premiers stades de la différenciation des épidermes, différenciation très précoce, ainsi que nous l'avons vu. Par exemple, dans l'une des expériences, un rhizome d'*Agropyrum repens* est dépouillé de tous les bourgeons ayant subi un début de développement. Seuls sont conservés les bourgeons mesurant au plus un millimètre de longueur. Trois fragments de longueurs égales sont prélevés et placés l'un dans du terreau régulièrement arrosé, un autre au fond d'un cristalliseur, sous une couche d'eau de 30 centimètres ; le troisième, dans du sable sec. Les trois récipients sont placés dans des conditions identiques

de température et d'éclairement. Au bout de deux mois, les bourgeons ont fourni des rejets mesurant 20 à 40 centimètres de longueur dans les deux premiers récipients. Considérons deux régions exactement homologues prises sur deux rejets, développées l'un dans l'eau, l'autre dans l'air, par exemple la partie inférieure de la gaine de la seconde feuille après les écailles basales. Dans le premier rejet, l'entre-nœud,

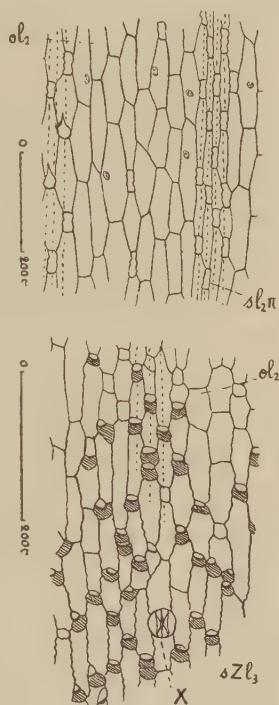


Fig. 14. — *Agropyrum repens*. Portions d'épiderme prises à la base d'une gaine entièrement développée dans l'eau ; face externe ; le dessin du haut est pris au niveau du nœud ; le dessin du bas, à 2 millimètres au-dessus du précédent.

qui mesure 4 centimètres, et la gaine, qui en mesure 10, ne sont jamais parvenus à l'air libre. D'autre part, la région examinée, située à l'extrême base de la feuille, a été formée en tout dernier lieu ; elle ne pouvait donc, en aucune façon, avoir été différenciée avant l'expérience.

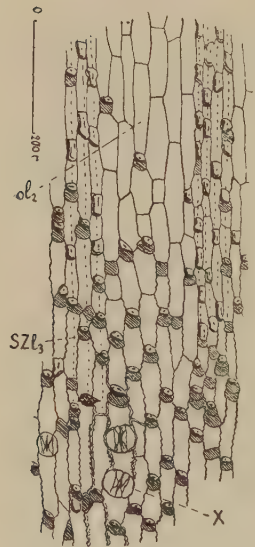
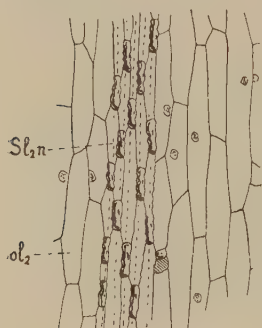


Fig. 15. — *Agropyrum repens*. Portions d'épiderme prises dans les mêmes positions que celles de la figure 14, sur une feuille développée en milieu sec (sable peu arrosé).

Les seules différences qui apparaissent sur les portions d'épiderme représentées dans les figures 14 et 15 sont relatives à la maturation des cellules. Sur la feuille submergée, les cellules de type siliceux ne sont pas encore incrustées, mais leur forme permet de les reconnaître aisément, et leurs positions sont les mêmes que sur la feuille aérienne. L'examen de la région de transition, qui se trouve ici à l'extrême base de la gaine, montre que les plages de cellules homogènes ol_2 occupant les bandes entre nervures commencent au même niveau dans les deux cas : elles sont séparées par deux ou trois éléments courts du groupe de stomates X situé dans la région nodale. Plus haut, sur la gaine, deux nervures de même importance et semblablement placées (dessins du haut, fig. 14 et 15), se montrent formées des mêmes éléments : quatre à cinq files de cellules longues et étroites, séparées par des cellules siliceuses. Les différences entre les épidermes développés dans les deux conditions ne sont donc pas d'ordre qualitatif ; elles se ramènent à une épaisseur plus considérable des membranes dans

le rejet aérien que dans le rejet submergé et à une persistance de l'état embryonnaire pour les cellules siliceuses du second.

Les variations concernant les dimensions cellulaires ne permettent pas de tirer de conclusion, en raison du rôle joué,

à ce point de vue, par un autre facteur, l'éclairement. Celui-ci est nécessairement inégal dans les deux cas, d'une part en raison de l'interposition d'une couche d'eau, d'autre part en raison de la différence des vitesses de déboîtement des feuilles dans les deux milieux.

Le point important qui reste acquis est l'existence d'un plan de répartition identique des épidermes dans les deux milieux très différents où ils se sont développés : sur l'entre-nœud, épiderme de type silico-subéreux à disposition uniforme à parois engrenées ; sur la gaine, épiderme à disposition carénale, comprenant des nervures formées de cellules longues et étroites, intercalées de cellules siliceuses, et des bandes

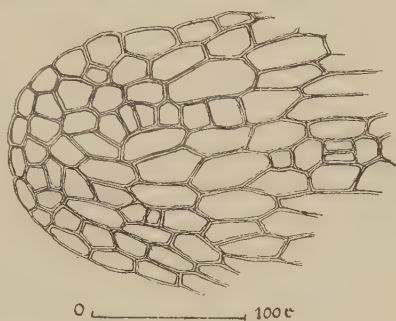


Fig. 16. — Sommet d'une écaille de rhizome d'*Agropyrum repens* développée dans l'eau. Épaisseur maximum des membranes cellulaires : un millième de millimètre.

entre-nervures homogènes à cellules longues et larges à parois rectilignes. A la limite des nervures et des bandes intermédiaires, des cellules à crochet sont irrégulièrement distribuées, augmentant en nombre vers le sommet de la gaine.

MM. Costantin et Mer (1884, 1885) ont montré que, chez les espèces aquatiques, les individus croissant hors de l'eau ont des cellules épidermiques plus courtes, à parois plus épaisses, plus sinueuses, munies d'une plus forte cuticule, et possédant des poils et des stomates en plus grand nombre que les individus submergés. Nous avons obtenu des résultats semblables en comparant les rhizomes d'*Agropyrum repens* développés dans l'eau à d'autres fragments cultivés dans du sable très peu arrosé.

Lorsqu'on pousse à l'extrême les conditions de sécheresse, on n'obtient plus qu'un développement très lent de quelques feuilles courtes, étroites et enroulées, très différentes d'aspect des feuilles larges et vertes produites dans les expériences précédentes. Les éléments différenciés sont nombreux, en raison surtout du faible allongement général des tissus ; mais

l'opposition reste la même entre l'épiderme siliceux des nervures et l'épiderme homogène à grandes cellules des bandes intermédiaires. Le schéma représentatif de la feuille est donc inchangé. Les écailles, comme les feuilles, prennent une consistance et un aspect bien différent de ceux des écailles normales, sans pour cela subir de variation profonde. La figure 17 montre la très grande épaisseur des membranes cellulaires

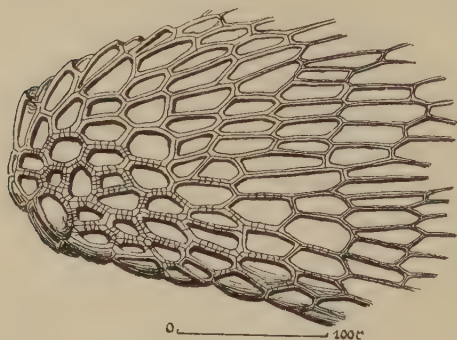


Fig. 17. — Sommet d'une écale d'*Agropyrum repens* homologue de celle de la figure 16, mais développée dans du sable sec. Épaisseur maximum des membranes : 5 millièmes de millimètre.

des écailles développées dans un milieu sec, en particulier dans la région apicale. Cette région forme une pointe dure, véritable *perforateur* qui permet le cheminement dans un sol résistant. Au contraire, dans un milieu humide ou dans l'eau (fig. 16), l'épaisseur des membranes devient moins considérable et la pointe moins robuste.

Mais ce ne sont là que des variations quantitatives de l'ordre des différences de maturation. La répartition qualitative des éléments épidermiques n'a pas changé.

Le dessin des anastomoses et des terminaisons des nervures secondaires fournit un réseau de points de repère indépendant des différences d'élongation et d'une forme assez constante d'une écale à l'autre (fig. 18). Or, par rapport à ces repères, la position des premiers crochets qui garnissent les nervures reste inchangée ; les crochets apparaissent d'autant plus bas que l'importance de la nervure est plus faible, et le décalage entre les nervures des divers rangs reste le même pour deux écailles développées l'une dans l'eau, l'autre dans un milieu sec. La position des stomates, non fonctionnels dans l'écale submergée, donne lieu à la même remarque.

Au total, la richesse en eau du milieu de culture se montre capable de modifier dans de larges limites le régime de l'élongation et de la maturation des épidermes, mais non le type

de leur différenciation et l'agencement de leurs parties. L'étude de l'action d'un autre facteur : l'éclairement, conduit à une conclusion analogue.

B. LUMIÈRE. — Les rhizomes d'*Agropyrum repens* sont susceptibles de vivre plusieurs mois à l'obscurité en produisant des rejets minces et blanchâtres munis d'entre-nœuds anormalement développés. L'épiderme des organes ainsi formés ne laisse apparaître aucune différence fondamentale avec celui des organes développés à la lumière : les entre-nœuds, recouverts uniformément d'un épiderme silico-subéreux à parois engrenées SZl_3 , les feuilles revêtues de bandes à cellules siliceuses et à crochets alternant avec des bandes homogènes, correspondent à la description et aux schémas qui ont été donnés précédemment. Là encore, une très grande variation de la morphologie ne montre pas de répercussion sensible sur le plan qualitatif de la topographie épidermique. La lumière exerce, par contre, une très grande influence sur la multiplication et la croissance des cellules épidermiques. Pour l'étudier, nous avons trouvé un excellent matériel d'expérience dans l'axe épicotylé ou « méso-cotyle » que possèdent certaines germinations, celles des Maydées en particulier. Cet organe, dont la signification anatomique a été très discutée (Voir Van Tieghem, 1872, 1897 ; Bugnon, 1921 ; Mrs. Arber, 1923 et suiv.), présente des caractères bien différents de ceux d'un entre-nœud. L'un des plus

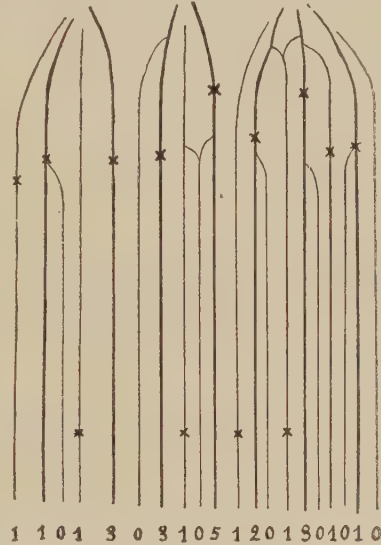


Fig. 18. — Schéma de la disposition des nervures sur une écaille d'*Agropyrum repens*. Les croix indiquent la position des aiguillons les plus élevés sur chacune des nervures. Ce schéma reste valable avec quelques petites variantes individuelles pour les écailles développées dans l'eau ou dans un milieu sec. Les chiffres indiquent le nombre de files cellulaires différenciées correspondant à chaque nervure.

curieux, son mode de croissance, n'a pas retenu l'attention au cours des controverses. Alors que tous les entre-nœuds des Graminées croissent par la base, le mésocotyle croît par le *sommet*. La figure 19 montre l'espacement progressif des traits tracés à la partie supérieure d'un mésocotyle de Maïs

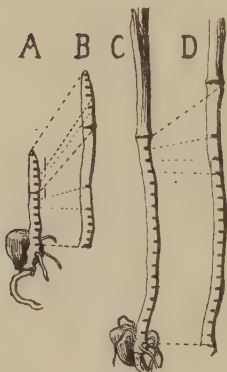


Fig. 19. — Croissance de l'axe épicotylé (mésocotyle) du maïs (Maïs jaune hâtif). — A, germination portant des traits espacés de 2 millimètres ; B, la même germination, seize heures plus tard ; C, germination plus avancée portant des traits espacés de 3 millimètres ; D, la même germination, seize heures plus tard (étuve 30°, obscurité, atmosphère saturée).

en voie de croissance. La même expérience peut être reproduite avec le mésocotyle du *Coix lacryma*, qui prend encore un plus grand développement. Le fonctionnement de la zone de croissance du mésocotyle est sous la dépendance immédiate de l'éclairement, qui ralentit ou arrête son allongement selon l'intensité employée. Cette influence est d'autant plus directe et brutale que cette zone de croissance, fait exceptionnel chez les Graminées, est privée de toute protection par des pièces foliaires. La longueur de l'organe peut ainsi varier pour le Maïs de 5 millimètres (lumière continue) à 5 centimètres (obscurité); pour le *Coix lacryma*, de 5 millimètres à 20 centimètres.

Il y a là un dispositif favorable à l'enracinement du premier nœud à fleur de sol : lorsque le grain est profondément enfoncé en terre, le mésocotyle s'accroît jusqu'à ce que son sommet parvienne à la lumière. A ce moment, la zone de croissance, éclairée, cesse de s'allonger, et le premier nœud fournit ses racines adventives. Quand le grain est semé en surface, le mésocotyle reste court. Ce réglage ne pourrait avoir lieu si la zone de croissance se trouvait à la base de l'organe, et les premiers nœuds, soulevés à une distance quelconque au-dessus du sol, fourniraient une assiette insuffisante pour l'édification de la forte tige du Maïs. Nous avons recherché si les variations de longueur du mésocotyle correspondaient à des différences dans le nombre ou dans la longueur des cellules épidermiques, et nous avons constaté que

les deux grandeurs *à la fois* étaient modifiées. Par exemple, une variation de 1 à 20 dans la longueur totale de l'organe ne correspond qu'à une variation de 1 à 4 dans la longueur moyenne des cellules épidermiques (*Coix lacryma*). La lumière agit donc, d'une part, sur la multiplication ; d'autre part, sur l'élongation des cellules. La nature des cellules, par contre, reste inchangée ; elles restent, dans tous les cas, des cellules longues à parois minces et lisses, toutes semblables entre elles.

§ 3. — Limites des variations provoquées par l'action du milieu.

En résumé, il est possible d'obtenir expérimentalement des variations considérables dans la maturation et dans l'élongation des cellules épidermiques, mais le plan qualitatif de leur répartition subsiste. Ces résultats suffisent-ils à établir la fixité absolue des caractères épidermiques ? Il serait imprudent de nier la possibilité de variations lentes sous l'action prolongée d'un milieu très différent du milieu normal de la plante. Mais ces variations elles-mêmes sont limitées par la tolérance, toujours assez réduite, du matériel vivant :

Les diverses espèces sont très inégalement aptes à supporter de grandes différences de milieu. Les céréales dépérissent et meurent dès que la lumière devient inférieure à celle du grand jour, dès que l'humidité du sol sort de certaines limites, par excès ou par défaut. Dans ces limites, les variations qualitatives de leur épiderme peuvent être considérées comme nulles, et leurs caractères sont remarquablement constants. Les Graminées vivaces sont plus tolérantes, mais seulement au point de vue des organes végétatifs. La floraison est difficile à obtenir dès que l'on s'écarte des conditions normales, ce qui restreint à la fois les possibilités de variations et les possibilités d'erreur.

Il est démontré, pour les plantes aquatiques, que quelques feuilles arrivant au contact de l'air suffisent à déterminer la différenciation de feuilles de type aérien dans les bourgeons submergés (Costantin, 1886, p. 134). Pour que l'influence de

la submersion soit complète, il faudrait donc faire croître les plantes en expérience entièrement en eau profonde, sans aucun contact avec l'air. Mais, dans ces conditions, les Graminées aériennes meurent toujours sans avoir formé d'organes floraux, ce qui supprime toute possibilité de comparer des organes homologues. Un écart moins grand à partir des conditions normales peut, au lieu de supprimer la floraison, la retarder simplement et amener, dans la gradation des épidermes, des variations liées au nombre des nœuds qui précèdent l'inflorescence. Les différences seront alors analogues à celles qui séparent des chaumes d'une même touffe, et, pour les éliminer, il suffira de considérer seulement les pièces florales et les feuilles supérieures des chaumes.

Cette brève étude de l'influence du milieu ne peut avoir la prétention de pénétrer dans le mécanisme même de la différenciation des tissus et de la réduction des potentialités cellulaires. Elle est destinée simplement à montrer le crédit que l'on peut attacher à un instrument de travail. Il serait téméraire d'aller plus loin et d'attribuer aux localisations épidermiques une fixité qui n'appartient à aucune sorte de tissu vivant. Il est toujours possible, en plaçant un être dans des conditions extrêmes, d'amener l'amoindrissement et la disparition, ou même la déviation, de certains caractères. On sait, par exemple, que, dans les galles, les cellules épidermiques peuvent être profondément modifiées. M. Moliard (1904, p. 101) a montré que certaines d'entre elles peuvent acquérir des ornements analogues à celles des vaisseaux du bois, dans les tylenchocécidies d'*Agropyrum repens*. Les poils peuvent avorter ou, au contraire, se multiplier; les cellules sont courtes et à parois épaisses. Ce sont là des cas de déviation exceptionnels qui doivent simplement mettre en garde contre les généralisations trop rapides et montrer la nécessité d'une sévère critique au cours du travail de comparaison.

Sans tenter l'entreprise de rechercher dans l'épiderme des caractères absolus, nous pouvons nous en tenir à l'objectif suivant : dégager les traits les plus constants de la topographie épidermique d'une plante, dans les limites de son domaine de végétation naturel.

§ 4. — Recherche des caractères épidermiques indépendants de l'influence du milieu.

L'étude de l'influence du milieu permet de dégager un certain nombre de règles pratiques en vue de la recherche des caractéristiques des épidermes :

1^o Ne récolter que des plantes complètement fleuries, première garantie des conditions normales de la croissance ;

2^o Étudier surtout les bractées florales et les feuilles les plus voisines de l'inflorescence, organes à croissance rapide échappant plus que les autres à l'action du milieu ;

3^o Ne comparer que des organes exactement homologues, feuilles de même niveau, chaumes de même rang, en contrôlant seulement la constance des caractères sur les chaumes secondaires et sur les divers étages du chaume et de l'épi ;

4^o Comparer des individus provenant de stations aussi diverses que possible et développés, si possible, à des saisons différentes.

La comparaison des épidermes doit servir avant tout la systématique. Elle doit être conduite avec les méthodes de cette discipline, en tirant parti du matériel existant en herbier, sans exiger pour chaque étude une longue expérimentation ;

5^o Ne retenir que les caractères *qualitatifs* des épidermes : d'une part, les particularités de structure des éléments ; d'autre part, le plan général de leur répartition. Les schémas, compliqués au début, sont progressivement simplifiés en vue de ne retenir que les dispositions réellement constantes et caractéristiques des groupes étudiés. Leur connaissance ne peut se dégager que de la comparaison de nombreux documents.

Les méthodes statistiques et biométriques, qui sont intéressantes sur le plan morphologique, ne nous ont pas fourni de résultats satisfaisants dans l'étude des épidermes. Les quelques conclusions que l'on en peut tirer n'ont pas une valeur suffisante pour justifier tout le travail que ces méthodes imposent. M. Molliard (1904, p. 77) a montré l'importance

des variations quantitatives que peut subir une catégorie d'épiderme comme les cellules bulliformes. Vesque (1881, 1882, 1885, 1889) considérait comme *épharmoniques* les modifications de l'épiderme portant sur le volume, le bombement, le cloisonnement des cellules, l'épaisseur, les ponctuations, les ondulations des parois. Christiansen Weniger (1928) estime qu'il est difficile de distinguer les diverses sortes de Blés par la mesure de leurs dimensions cellulaires, en raison des variations dues aux conditions de culture. Au milieu de toutes ces transformations, la nature et la répartition des cellules peuvent seules fournir des données constantes.

Au début du travail, l'identification des échantillons repose uniquement sur des caractères anatomiques et floraux. Mais, peu à peu, les progrès mêmes des recherches permettent d'incorporer à la diagnose certains caractères épidermiques, qui servent dès lors à contrôler les déterminations et aident ainsi à poursuivre l'examen des autres caractères. Une fois le travail achevé, on se trouve être en possession d'une diagnose épidermique complète, qui se superpose aux autres caractères, fournissant parfois des moyens d'identification ou de contrôle plus rapides et plus nets que les moyens usuels. Leur grand avantage est de tenir compte, dans une large mesure de l'appareil végétatif, souvent pauvre en caractères morphologiques, mais au contraire très différencié au point de vue épidermique.

Les caractères épidermiques doivent être utilisés dans les mêmes conditions que tous les autres caractères morphologiques et anatomiques. Il n'en serait pas plus raisonnable de les négliger en raison de leurs atténuations possibles qu'il ne conviendrait de négliger les caractères floraux parce que les fleurs avortent dans certaines conditions, ou bien les caractères anatomiques parce que la submersion amène la réduction des faisceaux fibreux. L'étendue des variations possibles, les possibilités d'atténuations de ce caractère peuvent constituer elles-mêmes des caractères accessoires. Par exemple, chez une Graminée aquatique, la diagnose complète des épidermes devra comporter la description

à la fois des feuilles aériennes et des feuilles submergées.

Van Tieghem (1872) a mis en évidence une série de caractères anatomiques permettant de distinguer les feuilles, les tiges, les racines de tous les genres de Gymnospermes. Plus tard G. Bonnier (1895) a montré que, dans certaines conditions d'éclairement, ces caractères pouvaient être atténués ou modifiés. Cela ne veut pas dire qu'ils soient sans valeur et que, dans les conditions normales, ces caractères ne fassent pas preuve d'une très grande fixité. L'hérédité, somme de l'histoire d'une plante, détermine la structure anatomique qui *tend* à se réaliser. Les conditions ambiantes permettent à cette réalisation de s'accomplir plus ou moins complètement. Le point d'aboutissement seul importe. C'est lui que nous avons tenté de dégager en ce qui concerne les épidermes, restant dans la ligne classique de l'anatomie systématique.

L'étude des épidermes est une recherche à son début. Elle ne comporte actuellement que des données incomplètes, insuffisamment reliées entre elles. De même que l'étude des fleurs a mis longtemps à fournir un ensemble de résultats cohérents, de même cette recherche nouvelle devra réunir encore de très nombreux documents avant de permettre des interprétations approfondies. Il n'est possible, actuellement, que d'en dégager les grandes lignes en ramenant à des proportions modestes les objectifs immédiats.

Correctement interprétés, les caractères épidermiques peuvent être de même valeur que les caractères qui ont servi de base à la définition des groupes systématiques. Il sera donc légitime de les faire entrer à égalité avec les autres dans la discussion des divergences et des affinités des espèces.

RÉSUMÉ DE LA PREMIÈRE PARTIE

Notre méthode d'étude tenant compte seulement de la répartition qualitative des épidermes est susceptible de fournir des caractères topographiques présentant, au point de vue de la distinction des espèces, le même intérêt et la même valeur que les caractères anatomiques. Elle est basée sur les faits suivants :

1^o Le revêtement des Graminées comprend des variétés d'épidermes différentes en qualité et faciles à distinguer d'après la nature de leurs *éléments à différenciation précoce* (cellules courtes).

2^o Les divers types d'épidermes sont distribués selon un *plan* constant qui laisse apparaître, d'une part un *régime de différenciation d'ensemble*, propre à la portion d'organe considérée, d'autre part *des modifications locales* liées à la nature des tissus sous-jacents.

3^o La juxtaposition *des plages* ou étendues à type uniforme se fait généralement dans l'ordre suivant :

Épiderme *silico-subéreux* ; épiderme *exodermique* ; épiderme *homogène*.

Les épidermes du premier type sont les plus différenciés et les plus complexes ; ceux du dernier type sont les plus simples. L'ensemble des plages situées à un niveau donné d'un organe constitue une zone.

4^o Les zones d'une feuille, ou plus généralement d'un appendice, et de l'axe qui lui fait suite, sont juxtaposées en général dans l'ordre suivant :

a. Zone uniformément couverte d'un épiderme *silico-subéreux* ;

b. Zone à disposition carénale, comprenant des épidermes de tous les types associés par bandes longitudinales ;

c. Zone uniformément couverte d'un épiderme *homogène*.

Les zones de la première catégorie, qui comprennent les

types d'épiderme les plus différenciés, existent surtout sur les entre-nœuds et à la base de la face externe des feuilles. Les zones de la seconde catégorie, pouvant comprendre tous les types d'épidermes, purs ou mixtes, juxtaposés par bandes longitudinales, existent surtout sur la face interne des limbes et sur le sommet de la face externe des feuilles. Les zones de la troisième catégorie, comprenant les types d'épidermes les plus simples, existent surtout au sommet des appendices inférieurs et à la base de la face interne des gaines.

5° Les diverses feuilles d'un chaume présentent des modes de zonation différents. Dans l'ensemble, *l'extension des plages les plus différenciées est d'autant plus grande que la feuille est située plus près de l'inflorescence*. Les plages les plus simples présentent leur maximum de développement dans les feuilles situées à la base du chaume. La *région de transition*, lieu du contact entre la zone silico-subéreuse uniforme et la zone carénale, est située d'autant plus haut à la surface externe de la feuille que cette feuille est elle-même insérée plus haut sur le chaume. Nous avons appelé « gradation » la variation de la zonation foliaire le long du chaume. Elle se prolonge, d'une part dans les bractées florales, d'autre part dans les préfeuilles ou les écailles de la base des chaumes et des rhizomes, et apparaît comme une propriété très générale des appendices des chaumes florifères.

6° Les modifications de la structure épidermique sous l'influence des conditions externes se ramènent principalement à des variations d'élongation et de maturation cellulaires. Elles n'affectent pas le plan qualitatif de répartition des épidermes.

DEUXIÈME PARTIE

LES CARACTÈRES DE L'ÉPIDERME DANS LE GENRE « AGROPYRUM »

CHAPITRE IV

CARACTÈRES ÉPIDERMIQUES GÉNÉRAUX DU GENRE « AGROPYRUM » P. B.

Les espèces françaises du genre *Agropyrum* nous fourniront un premier exemple d'application de l'étude des épidermes à la systématique. La variété des dispositions épidermiques qu'elles offrent permettra d'éprouver la valeur des diverses catégories de caractères distinctifs. D'autre part, dans ce genre très complexe plus que dans d'autres, il peut être utile de compléter les procédés de détermination usuels par de nouveaux moyens d'identification et de contrôle.

§ 1. — Limites du genre.

Palisot de Beauvois, dans son *Essai d'une nouvelle Agrostographie* (1812, p. 101), sépare du genre linnéen *Triticum* (Linné, 1798, p. 105, genre 99) un groupe comprenant toutes les espèces pérennes : *caninum*, *elongatum*, *cristatum*, *repens*, *intermedium*, *junceum*, etc., et quelques espèces annuelles : *prostratum*, *pumilum*. Reprenant une dénomination de Gærtner (1770), il les nomme *Agropyron* en fournissant l'étymologie : ἄγρος *ager* ; πυρός, *Triticum*, et la traduction française : « Blé sauvage » (1).

(1) Ascherson et Græbner (1902), Hegi (1906) emploient l'orthographe : *Agriopyrum* (*agrios* : sauvage ; *pyros* : Blé). Nous conserverons l'ancien terme

Nous adopterons pour limites du genre *Agropyrum* celles qui sont envisagées par Palisot de Beauvois (1812), Grenier et Godron (1855-1856, p. 603) et Hackel (1887, p. 78), c'est-à-dire en excluant l'espèce *Haynaldia villosa* Schur., considérée comme un *Agropyrum* par Bentham et Hooker (1883, p. 1202). La définition correspond, pour les espèces françaises, à celle des flores de Rouy (1922, p. 311) et de Coste (1906, p. 662), modifiée pour y comprendre le sous-genre *Eremopyrum*, non représenté en France :

Épillets sessiles à 3-10 fleurs, plus ou moins comprimés, solitaires sur les dents de l'axe, appliqués contre l'axe par une de leurs faces latérales.

Deux glumes allongées, non ventrues, non carénées, à 1-7 nervures, presque égales, plus courtes que les fleurs.

Glumelles sensiblement égales, adhérentes au caryopse, l'inférieure mutique ou aristée, la supérieure bicarénée.

Ovaire velu, stigmates rapprochés à leur base ; caryopse linéaire, oblong, comprimé, largement canaliculé, muni au sommet d'un appendice blanc, arrondi et velu.

Plantes vivaces en général, à l'exception d'une section d'*Eremopyrum*.

§ 2. — Éléments épidermiques du genre « *Agropyrum* ».

Les épidermes des *Agropyrum* présentent une grande homogénéité au point de vue de la nature et de la forme de leurs éléments constitutants, mais une grande diversité dans la distribution de ces éléments.

A part quelques variantes de détail, ces éléments (fig. 20) appartiennent à des types comparables à ceux que nous avons décrits chez l'Orge :

Cellules à silice S arrondies ou allongées sans étranglements, contenant un groupe de granulations. Ces cellules sont arrondies lorsqu'elles sont jumelées à des cellules subéreuses et plus ou moins allongées lorsqu'elles sont isolées et situées sur

Agropyrum, d'une consonance plus simple et consacré par un long usage (art. 4 et 5 des *Règles et Recommandations des Congrès internationaux*, BRIQUET, 1930, p. 2).

les nervures. Dans ce dernier cas, leurs bords peuvent participer aux ondulations des membranes des cellules longues voisines.

Cellules subéreuses Z rectangulaires lorsqu'elles sont isolées,

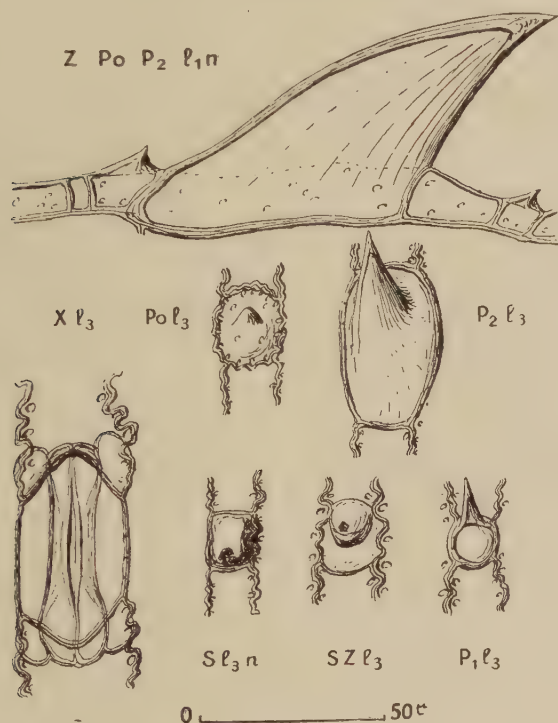


Fig. 20. — Principaux éléments épidermiques du genre *Agropyrum*. — *Agropyrum junceum* (feuille moyenne du chaume, épiderme externe du limbe) : Xl_3 , stomate ; Sl_3n , cellule siliceuse ; SZl_3 , couple formé d'une cellule à silice et d'une cellule subéreuse ; P_1l_3 , cellules à crochet. (Tous ces éléments sont accompagnés de cellules longues à parois engrenées, l_3). — *Agropyrum glaucum* : P_3l_3 , cellule à pointe courte sur une nervure de l'entre-nœud terminal. — *Agropyrum repens* : Pol_3 , aiguillon sur une nervure de l'épiderme externe du limbe de la feuille terminale. — *Agropyrum caesium* : $ZP_0P_2l_1n$, cellule subéreuse, cellule à pointe courte et aiguillon vus de profil, sur une nervure de la glumelle inférieure.

en forme de croissant lorsqu'elles sont jumelées à des cellules siliceuses.

Éléments exodermiques unicellulaires : poils aculéiformes P , cellules à crochets P_1 , grands aiguillons P_2 , cellules à pointe courte P_0 à contour ovoïde, ponctuées, silicifiées ou non. Exceptionnellement, quelques poils courts renflés en mas-sue Pb .

Stomates ovales.

Cellules longues pourvues de parois lisses, ou bien de parois engrenées et munies de ponctuations ; le tissu bulliforme, lorsqu'il existe, est toujours formé de cellules longues et lisses.

Le genre *Agropyrum* ne possède, à titre d'éléments normaux, ni poils bicellulaires, ni cellules longues à papilles ou à verrues.

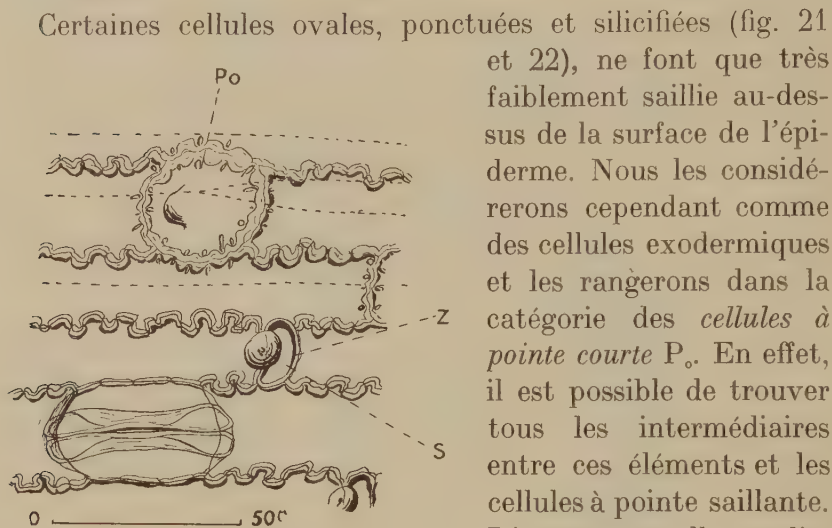


Fig. 21. — *Agropyrum repens*, var. *arvense*. Face externe d'une glume, région moyenne. Figure montrant la différence entre une cellule P_0 silicifiée à parois ponctuées et ondulées et une cellule siliceuse S. Les fibres de la nervure sont vues par transparence et figurées en pointillé.

Certaines cellules ovales, ponctuées et silicifiées (fig. 21 et 22), ne font que très faiblement saillie au-dessus de la surface de l'épiderme. Nous les considérerons cependant comme des cellules exodermiques et les rangerons dans la catégorie des *cellules à pointe courte* P_0 . En effet, il est possible de trouver tous les intermédiaires entre ces éléments et les cellules à pointe saillante. D'autre part, elles se distinguent très nettement des cellules siliceuses S par leurs contours ondulés et gaufrés et par les ponctuations qu'elles portent,

surtout à la périphérie. Les cellules à silice S, au contraire, sont arrondies ou parallélipédiques, présentent des contours réguliers et ne portent jamais de ponctuations.

La distinction des deux catégories d'éléments P_0 et S est toujours facile, même sur matériel frais. Elle est d'ordre *qualitatif* et ne doit pas être liée à un type d'évolution chimique, qui peut apparaître dans des éléments d'espèces différentes.

Les cellules P_0 , toujours moins précocement et moins complètement silicifiées que les cellules S, atteignent une plus

grande taille qu'elles et possèdent des parois plus semblables à celles des cellules longues voisines ou des aiguillons. Lorsqu'elles sont jumelées à des cellules subéreuses Z, l'aspect du couple ainsi constitué est très différent de celui d'un couple silico-subéreux SZ et ne saurait être non plus confondu avec lui.

Les éléments S se présentent, dans l'épiderme adulte, comme des blocs de silice parfaitement transparents, à contours arrondis. Ils contiennent un petit groupe de granulations qui représentent le dernier vestige du noyau de la cellule.

D'une espèce à l'autre, la forme des éléments épidermiques varie peu et ne peut donc servir de caractère distinctif. Leur mode de répartition, par contre, change dans des proportions considérables. Nous avons pu grouper les caractères correspondants en deux catégories principales :

1° Ceux qui concernent l'extension totale des épidermes différenciés sur les feuilles du chaume. Ces caractères portent sur l'importance de la *gradation*, que nous avons signalée depuis les feuilles de la base jusqu'aux feuilles du sommet ;

2° Ceux qui concernent la répartition des divers types d'éléments différenciés les uns par rapport aux autres. Ces caractères portent sur l'extension relative des aires de distribution des éléments de chaque sorte.

Nous avons reconnu que ces deux catégories de caractères

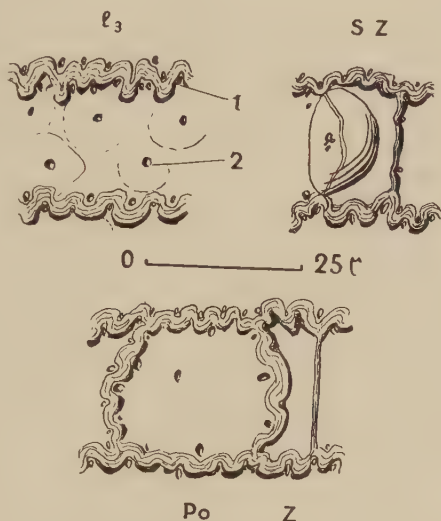


Fig. 22. — *Agropyrum glaucum*. Face externe de la gaine d'une feuille terminale. Vues de détail montrant les ondulations et ponctuations des membranes cellulaires. Aspect d'une cellule courte arrondie à parois ondulées et ponctuées, rangée dans la catégorie P_0 , malgré l'absence de prolongement saillant. — 1, ponctuations cuticulaires ; 2, ponctuations profondes. La région de contact avec les cellules du parenchyme chlorophyllien sous-jacent est marquée par des bombements, figurés en pointillé dans la figure l_3 .

correspondaient à des divisions systématiques de valeurs inégales. Les caractères de la seconde catégorie se superposent à des caractères anatomiques et morphologiques importants, tandis que ceux de la première peuvent être différents entre les variétés d'une même espèce.

Afin de pouvoir dégager les caractères spécifiques, nous avons étudié des individus de provenances diverses, tant au point de vue des stations qu'au point de vue des collecteurs. A travers les différences de détail que l'on peut relever d'un individu à l'autre, des dispositions générales nous sont apparues. Nous avons pu ainsi établir pour chaque espèce un schéma figurant le type moyen de sa distribution épidermique. Nous fournirons ces schémas pour les principales espèces seulement, limitant notre étude aux formes bien définies. Les formes hybrides ou douteuses ne pourront être étudiées avec certitude qu'au moyen d'un contrôle par croisements expérimentaux.

De nombreuses confusions se sont produites dans l'usage des noms d'espèces. Pour éviter la répétition constante des noms d'auteurs, nous conviendrons d'employer tous les noms dans l'acception des auteurs mentionnés dans les sous-titres à l'étude spéciale de chaque espèce.

§ 3. — Division du genre « *Agropyrum* » en sous-genres.

Nous adopterons, pour l'étude du genre *Agropyrum*, la division en sous-genres telle qu'elle est définie dans la flore de Rouy, complétée par l'addition du sous-genre *Eremopyrum*. Cette division est conforme aux coupures établies par Husnot, qui leur donne une valeur générique, et par Kunt (1833, p. 438) et Ascherson et Græbner (1902, p. 641), qui les réduisent au contraire au rang de sections ou d'espèces collectives (*Gesammtarten*). Réduite à ses traits essentiels, elle peut se résumer dans le tableau suivant :

Glumes larges, à 5-11 nervures.	{	Épillets comprimés	I. <i>Euagopyrum</i> (Rouy).
		Glumes allongées inéquilatères	
		Glumelles mutiques ou brièvement aris- tées	
		Caryopse canaliculé sur la face interne ..	
	{	Épillets non comprimés	II. <i>Goulardia</i> (Husnot p. g., Rouy).
		Glumes ovales, équilatères, atténuées en arête	
		Glumelles longuement aristées	
		Caryopse plan sur la face interne	
Glumes étroites linéaires, à 1-3 nervures.	{	Épi court et dense	III. <i>Eremopyrum</i> (Ledeb., Boissier).
		Épillets serrés, écartés de l'axe	
	{	Épi long et grêle, à axe fragile	IV. <i>Rouxia</i> (Husnot p. g., Rouy).
		Épillets appliqués contre l'axe	

CHAPITRE V

CARACTÈRES ÉPIDERMiques DES PRINCIPALES ESPÈCES DU GENRE « AGROPYRUM »

§ 1. — Sous-genre « *Euagropyrum* » (Boiss., Rouy).

a. — « *AGROPYRUM JUNCEUM* » P. B.

Une des deux espèces les mieux caractérisées et les plus fixes parmi le sous-genre *Euagropyrum* est *A. junceum* P. B. (*Triticum junceum* L.). Toutes les flores s'accordent au sujet de ses caractères morphologiques, qui peuvent être résumés de la façon suivante :

Rachis épais, se morcelant en articles à maturité.

Gros épillets losangiques, espacés, portant 5 à 8 fleurs.

Glumes obtuses, allongées, épaisses, à bords sensiblement parallèles, présentant 9 à 11 nervures, toujours dépourvues d'arête et tronquées à l'extrémité ; glumelles obtuses.

Feuilles glauques, épaisses, enroulées et junciformes, pubescentes et profondément canaliculées à la face interne, lisses à la face externe.

Souche longuement stolonifère.

Caryopse profondément canaliculé.

A ces caractères, il convient d'ajouter l'ensemble de caractères anatomiques suivants, mis principalement en évidence par Duval-Jouve (1870) :

Limbes foliaires garnis sous leur épiderme externe d'une couche de tissu sclérifié s'étendant dans l'intervalle des faisceaux fibreux des nervures.

Chaume plein, à faisceaux disposés sur deux ou trois rangs.

Rhizome plein, à faisceaux disposés sur trois ou quatre rangs, possédant une écorce très mince, égale en épaisseur au dixième environ du rayon total.

Caractères épidermiques.

Feuille. — L'épiderme qui recouvre la face externe du limbe de la feuille terminale est totalement privé de cellules exodermiques et très pauvre en stomates. Il est à peu près uniformément de type subéreux ou silico-subéreux Zl_3 ou SZl_3 , sauf quelques colonnes de cellules homogènes ol_3n sur les nervures (fig. 23). Toutes ses cellules ont des parois épaisses et engrenées et sont munies d'une forte cuticule. *Des fibres sous-épidermiques restent adhérentes à l'épiderme sur toute l'étendue des préparations.* Le même type d'épiderme se prolonge sur la face externe de la gaine, qui est beaucoup plus riche en stomates que celle du limbe. Ces stomates appartiennent à un type particulier : ils sont profondément enfoncés entre les cellules voisines, qui tendent à se refermer au-dessus d'eux.

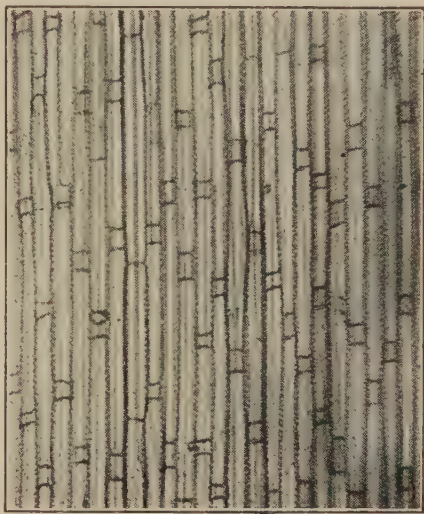


Fig. 23. — *Agropyrum junceum*. Milieu du limbe de la feuille terminale, face externe ; épiderme de type Zl_3 . Les fibres sous-épidermiques, vues par transparence, existent sur toute la surface du limbe. — Gross. $\times 120$.

Les fibres hypodermiques n'existent ici que sur l'emplacement des nervures (fig. 24). Quelques cellules exodermiques P_1 apparaissent à la base de la gaine, au voisinage du faux nœud.

La face interne de la gaine est recouverte, à sa base, par un épiderme homogène à parois lisses ol_2 . A un niveau supérieur paraissent, dans les bandes entre nervures, des cellules à crochets P_1 , qui deviennent de plus en plus nombreuses vers le haut, envahissant les nervures et la base de la ligule et se transformant en poils P (fig. 25 et Pl. VIII, fig. 4).

La face interne du limbe, profondément sillonnée, montre,

sur les carènes, des poils P et des crochets P_1 et, dans les sillons, des cellules homogènes ol_2 formant du tissu bulliforme.

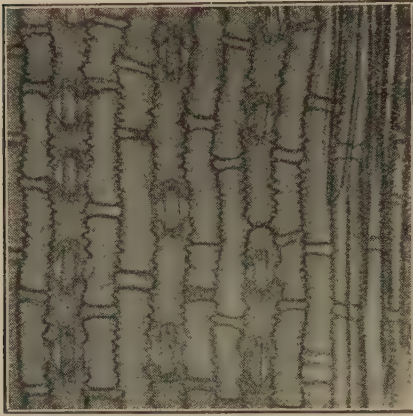


Fig. 24. — *Agropyrum junceum*. Milieu de la gaine de la feuille terminale ; face externe ; épiderme de type Zl_2 . Les fibres sous-épidermiques, vues par transparence, n'existent que sur l'emplacement des nervures. — Gross. $\times 120$.

Les schémas de la planche VIII résument la répartition des éléments épidermiques sur les diverses parties de la feuille terminale d'*Agropyrum junceum*. Chez cette espèce, la gradation est très forte, les feuilles basses étant beaucoup moins différenciées que les feuilles supérieures (fig. 1, 2 et 3 de la Pl. VII). La gaine des feuilles basses porte, aux marges de ses

nervures, et surtout dans la partie inférieure, des éléments exodermiques P_1 et P, qui, sur les feuilles plus élevées, n'existent plus qu'au voisinage immédiat du faux nœud. Chez certains individus, ces éléments exodermiques disparaissent même totalement sur la feuille terminale.

Entre-nœuds. — Les entre-nœuds supérieurs et le rachis de l'épi sont recouverts d'un épiderme uniformément silico-subéreux, presque dépourvu de cellules exodermiques, sauf au voisinage des nœuds, où apparaissent des éléments P_1 .

Glumes. — À leur face externe, les glumes sont, comme les feuilles terminales, presque complètement dépourvues de cellules exodermiques. Elles sont recouvertes uniformément par un épiderme à parois engrenées SZl_3 ou Zl_3 , riche en stomates, qui prend sur les bords une forme membraneuse Zl_3b en rejoignant l'épiderme interne.



Fig. 25. — *Agropyrum junceum*. Face interne de la gaine ; sommet ; le début de la ligule est indiqué par une ligne pointillée.

Cette membrane se prolonge autour du sommet de la glume, qui n'est pas atteint par les nervures (fig. 26). A la base des glumes, le bord membraneux porte quelques cellules à crochets P_1 et quelques poils P , dont certains sont renflés en massue Pb . A leur face interne, les glumes présentent un épiderme à cellules à crochets P_1 , qui, vers le sommet et en premier lieu sur les nervures, passent insensiblement à des poils P . Vers la base, au contraire, les cellules P_1 disparaissent et font place à un épiderme homogène ol_2 .

Les glumes possèdent une topographie épidermique constante à tous les niveaux de l'épi.

Glumelles. — La glumelle inférieure ressemble beaucoup aux

glumes au point de vue morphologique. Au point de vue épidermique, par contre, elle s'en distingue nettement. Sur sa face externe, aux couples silico-subéreux SZ , viennent s'ajouter, surtout dans la partie inférieure, des éléments exodermiques : des crochets P_1 à la base et, plus haut, des cellules à pointe courte P_0 . Les plages stomatifères sont beaucoup plus réduites que sur les glumes et disparaissent même complètement à la base de la glumelle. Ainsi, malgré une analogie apparente avec les glumes, la proximité des organes floraux détermine dans la glumelle de profondes modifications, révélées seulement par l'étude de l'épiderme. L'axe de l'épillet est également bien différent de celui de l'épi : il porte de nombreux crochets ou poils courts P_1 , très serrés, surtout au som-



Fig. 26. — *Agropyrum junceum*. Sommet d'une glume ; face externe. — Gross. $\times 120$.

met de chaque article, sur le bourrelet à structure irrégulière SZP_1l_1i , qui sert de base à la fleur.

La glumelle supérieure possède deux carènes saillantes garnies d'aiguillons et de poils P_1P . Le champ compris entre les deux nervures porte des cellules exodermiques P_1 et P_0 dans sa partie basale. Les cellules P_1 deviennent très nom-

breuses à l'extérieur des carènes et s'étendent sur le bord membraneux et vers le sommet de la glumelle, qui est hérissé de poils et très peu excavé (fig. 27).

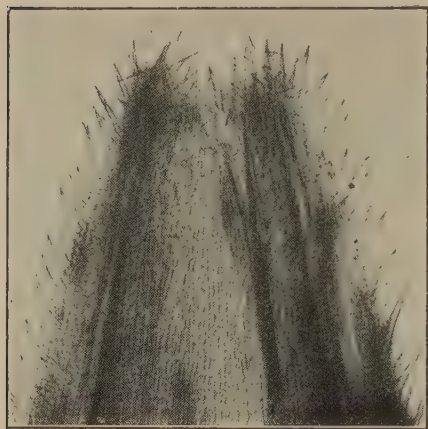


Fig. 27. — *Agropyrum junceum*. Sommet de la glumelle supérieure. — Gross. $\times 40$.

Les fleurs successives de l'épillet offrent de petites différences épidermiques : par exemple l'aire de distribution des cellules P_0 est plus étendue sur la glumelle inférieure de la fleur du sommet que sur celle

de la fleur de la base. Mais la disposition générale reste constante, et le même schéma est valable dans tous les cas. Il s'applique aussi aux glumelles des fleurs stériles, qui sont, toutefois, d'une structure beaucoup plus simple.

Glumellules. — Les glumellules ou lodicules possèdent une structure très simple : au-dessus d'une partie renflée, recouverte d'un épiderme à cellules courtes homogènes, s'étend une banderole membraneuse recouverte de crochets et portant des poils sur les bords : P_1l_2b et Pl_2b . Au point de vue épidermique, on pourrait les considérer comme l'équivalent d'un faux nœud surmonté directement par une ligule, c'est-à-dire d'une gaine réduite à sa plus simple expression.

Au total, les caractères épidermiques d'*Agropyrum junceum* sont assez nets et assez constants pour qu'il soit possible d'en établir une diagnose complète, figurée dans les schémas de la planche VIII. Ces schémas ont été établis sur des individus d'origines très diverses et croissant sous des climats très diffé-

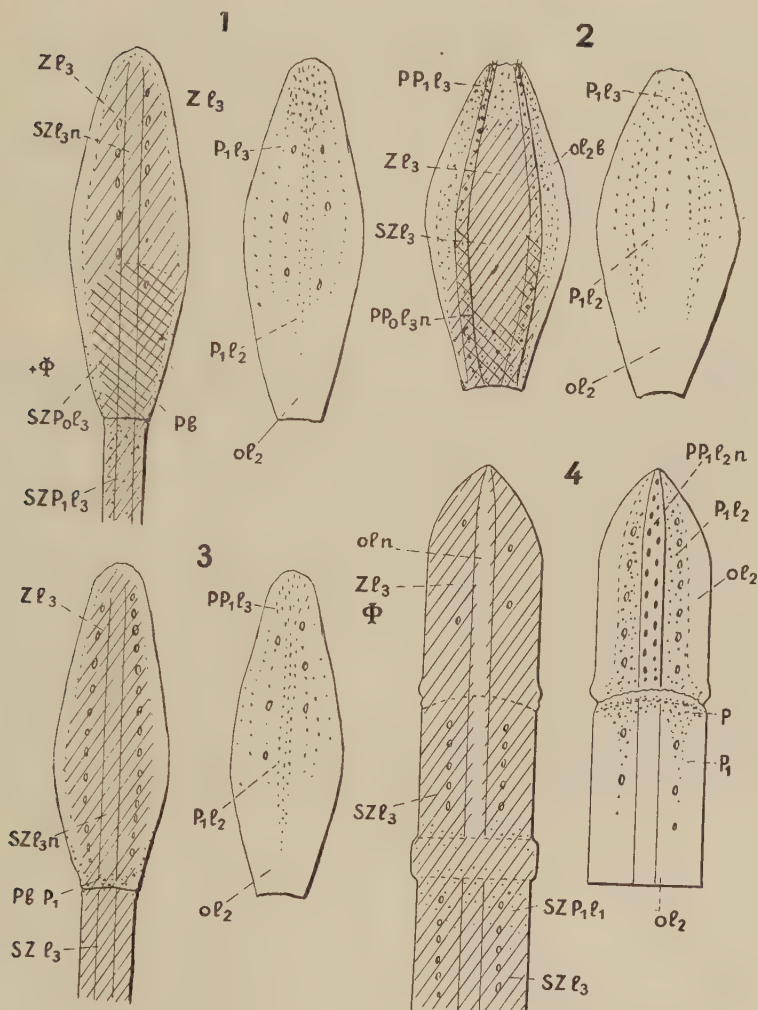


PLANCHE VIII

« *Agropyrum junceum* » P. B.

Schéma de la distribution des épidermes sur les pièces florales et la feuille terminale. Les signes conventionnels et les lettres sont conformes aux règles indiquées dans les planches I, V et VI. La représentation de la feuille comporte une seule nervure et les deux demi-bandes contiguës. La représentation de la glume et de la glumelle inférieure comprend une nervure, les bandes voisines et les bords. La glumelle supérieure est schématisée en totalité, avec ses deux nervures. Pour chaque appendice, la face externe est représentée à gauche, la face interne à droite. La largeur est exagérée par rapport à la longueur.

Fig. 1. — Glumelle inférieure.

Fig. 2. — Glumelle supérieure.

Fig. 3. — Glume.

Fig. 4. — Feuille terminale du chaume.

La lettre Φ indique la présence d'une couche continue de fibres hypodermiques sous la face externe du limbe.

rents, par exemple les sables du littoral de Provence et le Jardin du Muséum, à Paris. Ils comportent de légères variantes selon les individus ; abondance variable des cellules P_1 à la base des gaines, extension plus ou moins grande des aires à cellules exodermiques sur les glumelles inférieures ; mais leur degré de précision est de même ordre que celui des schémas de coupes anatomiques, et ils sont susceptibles de rendre les mêmes services.

On peut les résumer dans la diagnose suivante :

1^o Face externe de la feuille terminale recouverte en presque totalité par un épiderme silico-subéreux à forte cuticule, doublée par une couche de fibres sous-épidermiques sur toute l'étendue du limbe, ne comportant que de rares cellules exodermiques et seulement à la base de la gaine ;

2^o Face interne de la ligule et du sommet de la gaine recouverte de poils courts ;

3^o Glumes dépourvues de cellules exodermiques sur la totalité de leur face externe, sauf quelques crochets P_1 à l'extrême base ;

4^o Glumelle inférieure pourvue, à la partie inférieure de sa face externe, d'une aire de cellules à pointe courte P_0 .

b. — « AGROPYRUM REPENS » P. B.

L'espèce *A. repens* est plus riche en variétés et, par conséquent, moins bien définie qu'*A. junceum*. Cependant, toutes les flores la mentionnent, avec quelques divergences de détail dans l'appréciation des caractères. Nous emploierons ce nom dans son acception la plus stricte, correspondant seulement au groupe *genuinum* de la subdivision *eurepens* de l'espèce collective *repens* d'Ascherson et Græbner (1902, p. 641 et suiv.), soit à peu près à la conception de Palisot de Beauvois et de tous les auteurs français. Dans ces limites, les caractères morphologiques généraux de l'espèce peuvent être résumés ainsi :

Rachis non fragile ; épillets généralement assez rapprochés, à 4-6 fleurs.

Glumes acuminées ou brièvement aristées, à 5-7 nervures.

Glumelle inférieure acuminée ou aristée ; glumelle supérieure nettement échancrée au sommet.

Feuilles vertes, minces, planes, à nervures fines et espacées, également saillantes sur les deux faces ; face inférieure généralement lisse.

Souche longuement stolonifère.

Caryopse largement canaliculé.

Les caractères anatomiques sont :



Fig. 28. — *Agropyrum repens*. Milieu du limbe de la feuille terminale ; face externe. — Gross. $\times 120$.



Fig. 29. — *Agropyrum repens*. La portion d'épiderme représentée figure 26, vue en lumière polarisée. — Gross. $\times 120$.

Limbes dépourvus de couche scléreuse continue sous-épidermique.

Chaume creux, à faisceaux disposés sur un rang.

Rhizome plein ou creux, à faisceaux disposés sur un à trois rangs, à écorce épaisse occupant le tiers ou la moitié du rayon total.

Le développement variable de l'arête des glumelles et glumes permet la distinction de deux variétés principales, l'une mutique : *vulgare* Döll ; l'autre aristée : *aristatum* Döll, auxquelles on peut ajouter une variété géante : *majus* Döll. Ces variétés comportent elles-mêmes de nombreuses sous-variétés (P. Asch et Græbn, 1902).

Raunkiaer (1926, p. 329) a étudié la répartition des poils et crochets sur les limbes de diverses variétés danoises d'*Agropyrum repens*. Dans certaines, les aiguillons prédominent ; dans d'autres, les poils. D'après la description, et malgré l'absence de figures, il semble que les différences soient quantitatives. Un poil ne diffère pas par nature d'un crochet ou d'un aiguillon, formes d'éléments exodermiques arrêtées plus ou moins tôt dans leur expansion. Ce sont de simples caractères de variétés, mais il est intéressant de souligner la

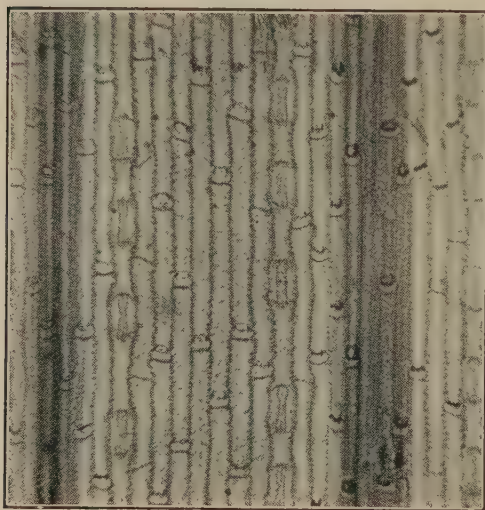


Fig. 30. — *Agropyrum repens*. Milieu de la gaine de la feuille terminale, face externe. — G oss. $\times 120$,

constance que Raunkiaer leur a reconnue. Cela vient à l'appui de notre thèse montrant la valeur des caractères épidermiques dans les distinctions spécifiques.

Compte tenu des petites différences que présentent entre elles les variétés, nous allons indiquer les caractères épidermiques généraux de l'espèce *A. repens*.

Caractères épidermiques.

Face externe de la feuille terminale. — Sur le limbe, épiderme de type silico-subéreux moins uniforme que chez *A. junceum* et comportant : sur les nervures, des aiguillons P_2 ; sur les bandes entre nervures, des cellules exodermiques P_1 et des files de cellules homogènes ol_3 , tous ces éléments étant développés surtout au sommet du limbe. Les fibres sous-épidermiques n'existent que sur les nervures ; elles font défaut dans les bandes entre nervures (fig. 28).

Sur la gaine, épiderme de type silico-subéreux uniforme, à cellules couplées SZl_3 , dépourvu de cellules exodermiques et, en particulier, de cellules à pointe courte P_0 (fig. 30 et Pl. IX et XIII).

Face interne de la feuille terminale. — Pas de cellules exodermiques au sommet de la gaine et sur la face ventrale de la ligule. Carènes du limbe moins accentuées que chez *A. junceum* et portant principalement des aiguillons P_2 .

Entre-nœuds. — Les entre-nœuds sont recouverts d'un épiderme silico-subéreux SZl_3 , présentant vers la base quelques bandes de cellules homogènes ol_3 et, vers le sommet, quelques cellules exodermiques P_1 , plus ou moins nombreuses

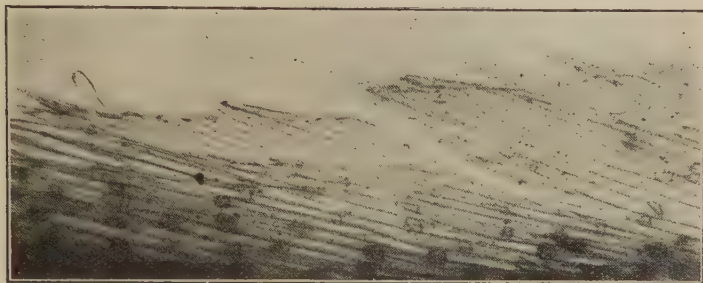


Fig. 31. — *Agropyrum repens*. Bord d'une glume ; face externe ; épidermes Zl_3b et ol_3b avec des poils aculéiformes P et un poil en massue Pb. — Gross. $\times 120$.

selon les variétés. Les cellules exodermiques peuvent être plus nombreuses sur le rachis, entre les épillets. Chez certaines variétés, par exemple *A. repens*, sous-variété *pubescens* Döll, elles peuvent prendre un grand développement et devenir des poils visibles à l'œil nu.

Glumes. — Les glumes, nettement différentes de celles d'*A. junceum*, montrent sur leur face externe un grand développement d'éléments exodermiques : aiguillons P_2 sur les nervures dans la partie supérieure, cellules à pointe courte P_0 à la partie inférieure ; la base de la face interne porte également des cellules P_0 , qui faisaient défaut chez *A. junceum*. Sur les bords membraneux de la glume existent, avec des poils aculéiformes, des poils en massue Pb (fig. 31).

Glumelles. — L'extension des éléments exodermiques est encore plus marquée à la face externe des glumelles, qui sont recouvertes presque en totalité par des cellules P_0 (fig. 32). Selon la disposition générale, les aires stomatifères sont plus réduites sur les glumelles que sur les glumes. L'extrémité supérieure des nervures, qu'elle soit prolongée ou non en

arête, est garnie d'aiguillons P_2 . La glumelle supérieure est peu échancrée au sommet (fig. 33).

Au total, les caractères topographiques séparant *A. repens* d'*A. junceum* se résument dans une extension plus considérable des éléments exodermiques sur les bractées florales et le sommet des feuilles supérieures, dans une moindre différenciation des épidermes foliaire et dans une moindre extension du tissu fibreux sous-épidermique des limbes.

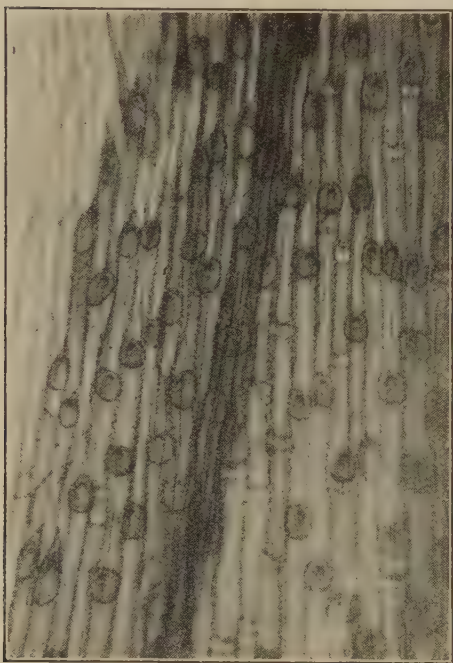


Fig. 32. — *Agropyrum repens*. Bord d'une glumelle inférieure, face externe; sommet de droite à gauche : épidermes SZP₀l₃; P₀l₃; P₀P₁l₃; ol₂b. — Gross. $\times 120$.



Fig. 33. — *Agropyrum repens*. Sommet de la glumelle supérieure. — Gross. $\times 40$.

La « gradation » est toujours moins forte que chez *A. junceum*, mais elle peut varier dans d'assez larges limites d'une variété à l'autre. La variété *majus*, par exemple, offre un grand développement des plages homogènes ol_2 à la face externe des limbes des feuilles supérieures, ce qui indique une persistance des caractères infantiles jusqu'à la floraison. Cette particularité, jointe à la grande vigueur végétative, montre la production, à l'intérieur d'une espèce d'*Agropyrum*, d'une variation correspondant à ce que sont les

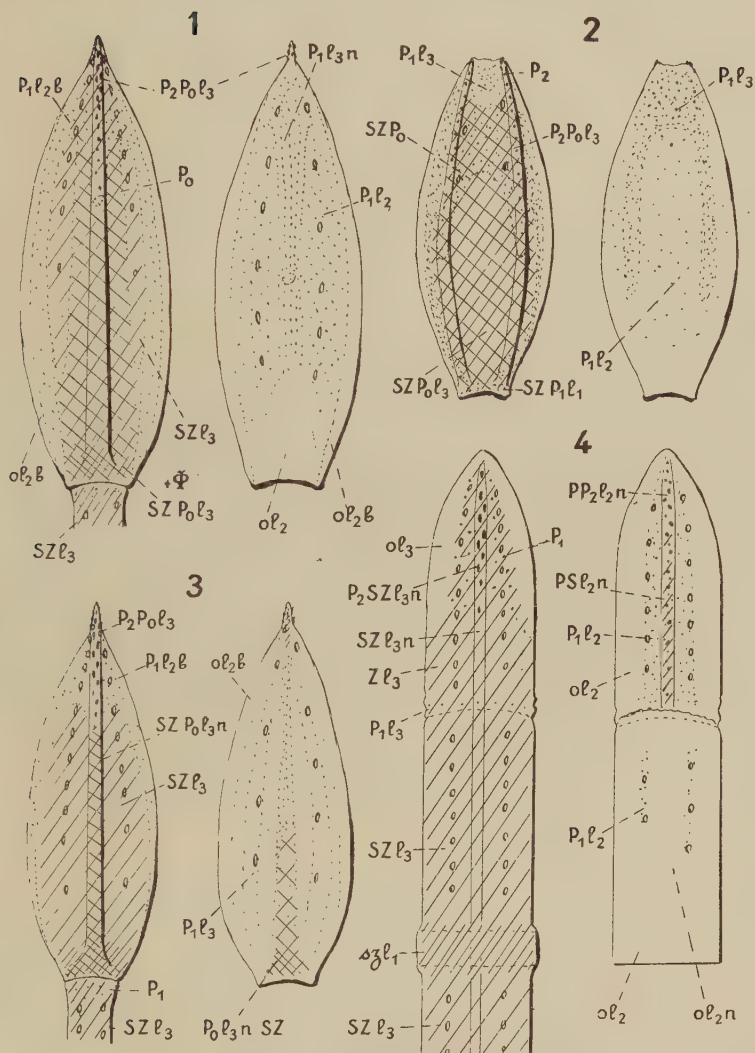


PLANCHE IX

« *Agropyrum repens* » P. B.

Fig. 1. — Glumelle inférieure.

Fig. 2. — Glumelle supérieure.

Fig. 3. — Glume.

Fig. 4. — Feuille terminale (variété à faible différenciation).

céréales dans le cadre de la sous-tribu des Triticées.

c. — « *AGROPYRUM GLAUCUM* » R. et Sch.

La distinction des espèces *A. glaucum* R. et S. et *A. campestre* Gren. et God. a été très discutée, et entre ces deux formes, nettement différentes lorsque leurs caractères sont poussés à l'extrême, il semble en effet possible de trouver tous les intermédiaires. Nous adopterons la dénomination *A. glaucum* R. et S. et non *A. intermedium* P. B., qui en est équiva-

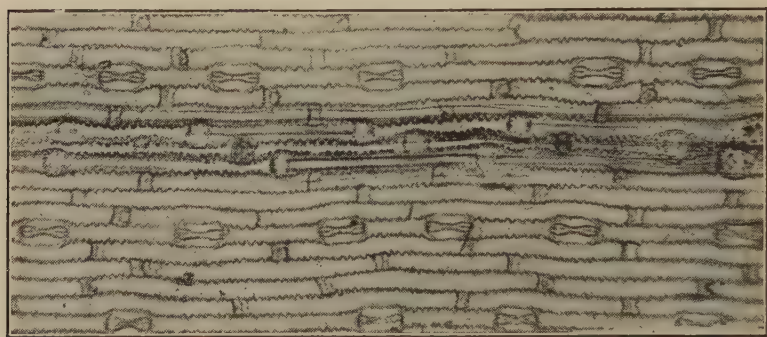


Fig. 34. — *Agropyrum glaucum*. Partie moyenne du limbe de la feuille terminale ; face externe. Sur la nervure, cellules P_0 ; sur les bandes entre nervures, épiderme de type SZl_2 , avec des stomates. Les fibres hypodermiques, visibles par transparence, n'existent que sur les nervures. — Gross. $\times 120$.

lente, en raison des confusions qui se sont introduites dans l'emploi du terme *intermedium*, pris par Duval-Jouve et Host dans des sens différents. Les caractères morphologiques et anatomiques de cette espèce, tels qu'ils résultent de la comparaison des divers auteurs (1), peuvent se résumer ainsi :

Rachis non fragile ; épillets plus ou moins espacés à 3-8 fleurs.

Glumes obtuses, tronquées, à 5-7 nervures ; glumelles obtuses ou mucronulées.

Feuilles glauques, enroulées et junciformes.

Souche stolonifère.

Caryopse largement canaliculé.

(1) Voir Ascherson et Græbner, Coste, Duval-Jouve, Husnot, Hegi, Rouy, etc.

Chaume plein, à faisceaux nombreux disposés sur un rang.

Rhizome plein, à faisceaux disposés sur un ou deux rangs, à écorce très épaisse, atteignant les deux tiers ou la moitié du rayon total.

Caractères épidermiques.

Feuille. — La face externe des feuilles supérieures, très fortement différenciée, est recouverte en totalité par un épiderme silico-subéreux à forte cuticule SZl_3 et Zl_3 . Les nervures du limbe et de la gaine portent de nombreuses cellules à pointe courte P_0 (fig. 34, 35, 36 et 37), sauf au niveau des raccords de la gaine avec le

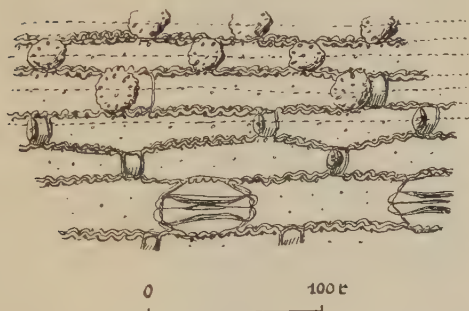


Fig. 35. — *Agropyrum glaucum*. Sommet de la gaine de la feuille terminale, face externe. Les nervures portent des cellules P_0 . Les fibres sous-épidermiques sont figurées en pointillé.



Fig. 36. — *Agropyrum glaucum*. Face externe de la gaine de la feuille terminale. — Gross. $\times 150$.

limbe et de la gaine avec l'entre-nœud. Les fibres hypodermiques n'existent que sur le trajet des nervures ; elles font défaut dans les bandes intermédiaires (mêmes figures).

La face interne du limbe, fortement carénée, porte sur les nervures des aiguillons P_2 et des crochets P_1 ; les poils P sont beaucoup plus rares que chez *A. junceum*. La face interne de la gaine est revêtue en majeure partie d'un épiderme homogène à cellules longues ol_2 ; les cellules à crochet P_1 , cantonnées dans les bandes pourvues de stomates et parfois jumelées

avec ceux-ci (fig. 38), sont peu nombreuses et disparaissent complètement au sommet de la gaine ; elles font également défaut sur la face ventrale de la ligule.

Entre-nœuds. — Les entre-nœuds sont recouverts d'un



Fig. 37. — *Agropyrum glaucum*. Face externe de la gaine de la feuille terminale ; détails des cellules P_0 et des couples silico-subéreux SZ. — Gross. $\times 300$.

épiderme silico-subéreux, à parois engrenées SZl_3 , et portent sur leurs nervures de nombreuses cellules à pointe courte P_0 (fig. 39 et 40).

Glumes et glumelles. — La topographie des glumes et des glumelles ressemble à celle d'*A. repens* au point de vue de la répartition des cellules P_0 , mais les aiguillons P_2 du sommet des nervures disparaissent plus ou moins complètement, en fonction de la suppression des arêtes.

Certains des poils situés sur le bord membraneux des

glumes et des glumelles sont renflés en massue. Nous les désignons par le symbole Pb . Nous avons observé parfois, parmi eux, des poils cloisonnés, formés de deux cellules, vestige

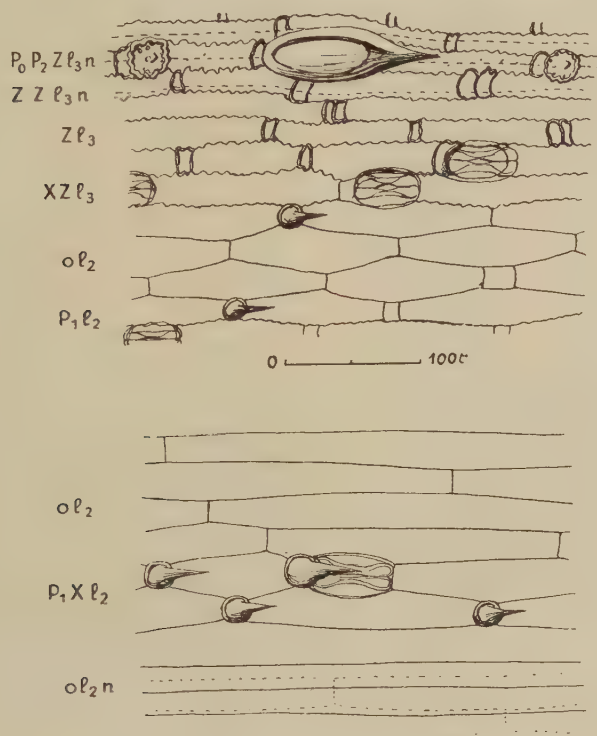


Fig. 38. — *Agropyrum glaucum*. Face interne de la feuille terminale. En haut de la figure : une portion d'épiderme de la partie moyenne du limbe. En bas : une portion d'épiderme de la partie moyenne de la gaine. Sont figurés en pointillé : pour le limbe, les fibres hypodermiques ; pour la gaine, les cellules allongées non fibreuses qui établissent le contact entre l'épiderme et le faisceau fibro-vasculaire de la nervure (comparer Orge, fig. 10).

exceptionnel chez les Hordées d'une disposition très répandue dans d'autres groupes (fig. 41).

La figure 42 montre l'aspect régulier de l'épiderme revêtant la face interne d'une glumelle inférieure. Le type d'épiderme à petits crochets P_1 est le même sur les nervures et les bandes intermédiaires, mais les nervures se distinguent du reste par la forme de leurs cellules longues, étroites et rectangulaires, et par l'épaisseur de leurs membranes cellulaires (fig. 42, l_3n et l_2).

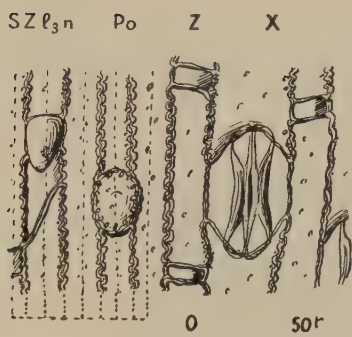


Fig. 39. — *Agropyrum glaucum*. Épiderme de la partie moyenne de l'entre-nœud terminal.

En résumé, la distribution épidermique d'*A. glaucum* ressemble à celle d'*A. junceum* par sa forte gradation et la haute différenciation de ses feuilles supérieures. Elle appartient cependant à un type différent, par la présence de l'aire des cellules à pointe courte P_0 sur les nervures des faces foliaires externes et des entrenœuds jusqu'au sommet du

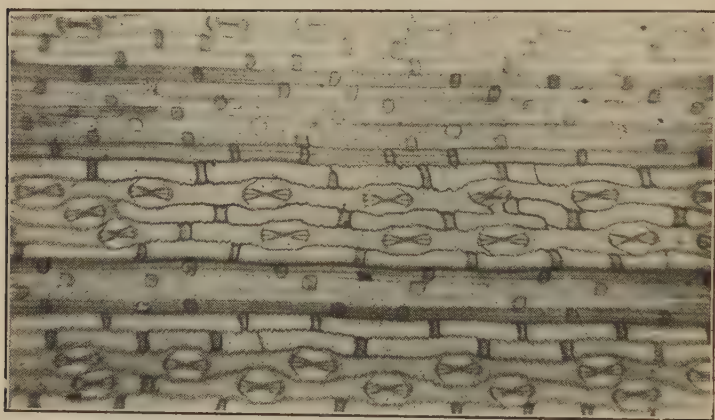


Fig. 40. — *Agropyrum glaucum*. Épiderme de l'entre-nœud terminal. Sur les nervures, cellules P_0 ; fibres hypodermiques vues par transparence. — Gross. $\times 120$.

chaume, et par la moindre extension du tissu fibreux sous-épidermique du limbe.

d. — « AGROPYRUM CAMPESTRE » Godr. et Gren.

Divers auteurs réunissent en une seule espèce *A. campestre* et *A. glau-*

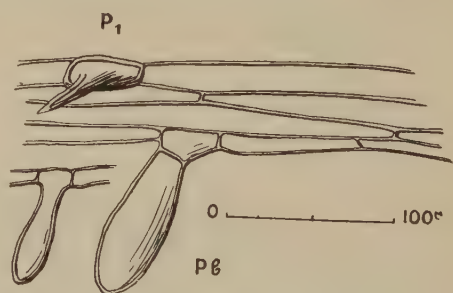


Fig. 41. — *Agropyrum glaucum*. Poils en massue situés sur le bord membraneux d'une glume. L'un d'eux est, exceptionnellement, cloisonné et formé de deux cellules.

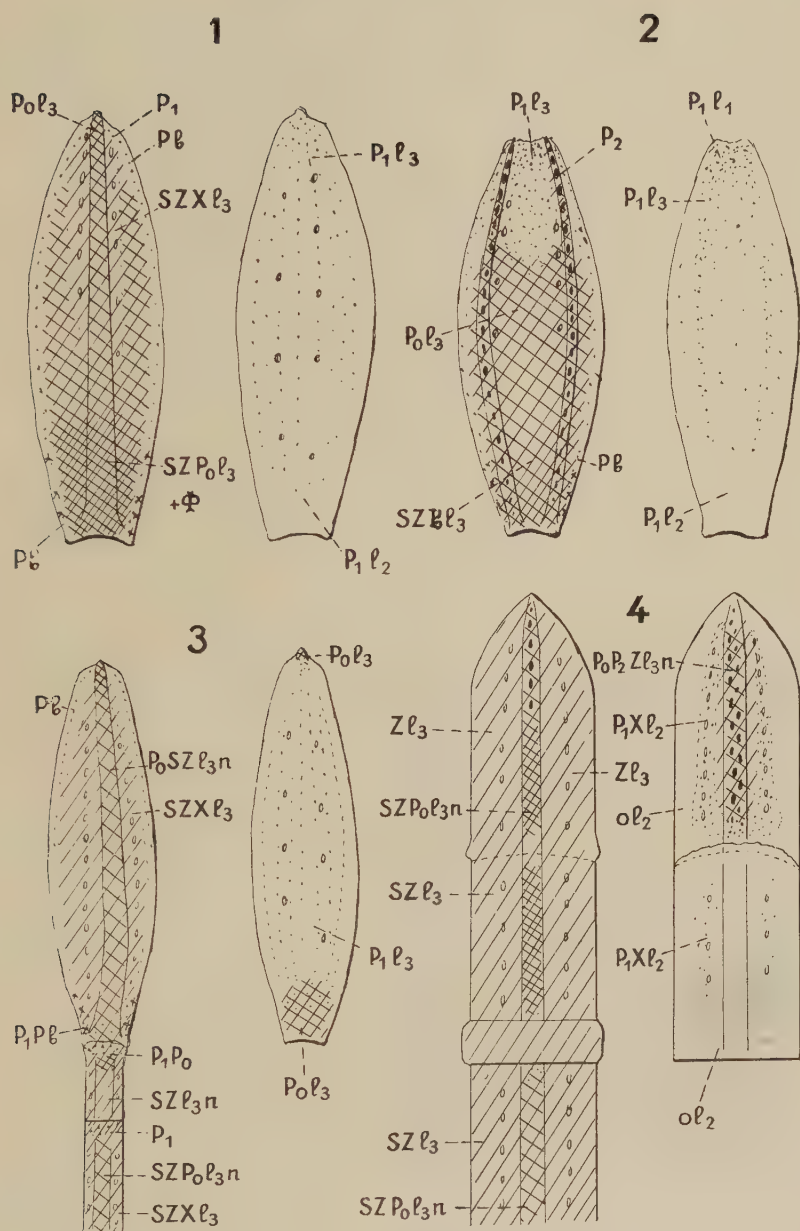


PLANCHE X

« *Agropyrum glaucum* » R. et Sch.

Fig. 1. — Glumelle inférieure.

Fig. 2. — Glumelle supérieure.

Fig. 3. — Glume.

Fig. 4. — Feuille terminale.

cum (Ascherson et Græbner, 1902, esp. 461). D'autres font d'*A. campestre* une espèce, la distinguant d'*A. glau-*

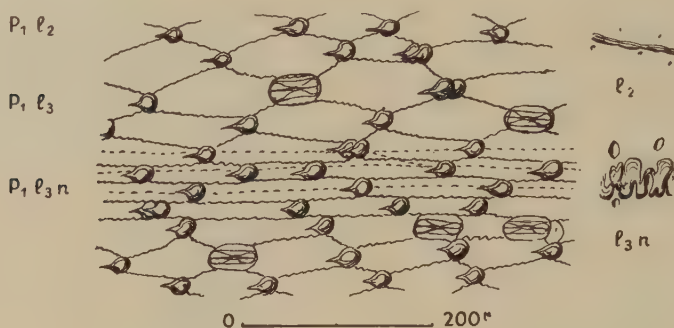


Fig. 42. — *Agropyrum glaucum*. Face interne de la glumelle inférieure. Sur la nervure, épiderme à cellules rectangulaires $P_1 l_3$; sur les bandes entre nervures : épiderme à cellules losangiques $P_1 l_2$ et $P_1 l_3 n$; $l_3 n$, l_2 , détails des membranes des cellules épidermiques dans les bandes entre nervures.

cum par les caractères suivants (Rouy, 1913, p. 321) :



Fig. 43. — *Agropyrum campestre*. Face externe de la gaine de la feuille terminale ; région moyenne. Sur les nervures : cellules P_0 . — Gross. $\times 120$.

« Feuilles... fermes, planes, étalées, divergentes, glauques, très rudes en dessus, à nervures saillantes et contiguës ; à pointe seule à la fin enroulée subulée... Épillet à 5-9 fleurs... Glumes elliptiques, subaiguës, plus ou moins mucronées... »

Les plantes répondant à cette description présentent les caractères épidermiques suivants :

À la face interne du limbe des feuilles supérieures, l'épiderme, moins différencié que chez *A. glaucum*, présente des plages de cel-

lules longues homogènes ol_3 dans les bandes entre nervures (Pl. XIII, p. 237, fig. 7). Les nervures portent, comme chez

A. glaucum, des cellules exodermiques à pointe courte, dont l'aire s'étend plus ou moins largement sur les nervures de la gaine et de l'entre-nœud (fig. 43).

Les cellules exodermiques des divers types : P_0 , P_1 et P , en proportions variables selon les variétés, recouvrent également la face externe des glumes et des glumelles, au milieu d'un substratum épidermique silico-subéreux. Sur les glumes, les cellules P_0 sont surtout réunies sur les nervures.

La description qui précède montre que les deux espèces : *Agropyrum glaucum* et *A. campestre* sont réunies par d'étroites affinités épidermiques. Les différences portent surtout sur l'importance de la gradation, moins forte chez *A. campestre* que chez *A. glaucum*.

À l'intérieur du groupe *A. campestre*-*A. glaucum*, il a été possible de distinguer diverses variétés, selon l'importance du développement des arêtes et des poils : *aristatum* Sadl., *hispidum* Asch. et Græbn., *Boræanum* (Rouy, p. 322-323). Elles ne correspondent pas à des différences importantes dans la qualité des épidermes, et nous ne les retiendrons que comme l'indice d'une variabilité morphologique susceptible de détruire, à la limite, l'unité de l'espèce.

Nous avons étudié en détail les épidermes d'une série d'autres espèces appartenant au sous-genre *Euagropyrum*. Pour alléger le texte et les figures, nous n'en donnerons qu'une description plus sommaire, en ne représentant que les dispositions les plus saillantes.

e. — « AGROPYRUM POUZOLZII » Godr. et Gr. (1855, p. 608).

La forme décrite sous le nom d'*A. Pouzolzii* est considérée par Duval-Jouve comme une forme réduite d'*A. campestre* (Voir Blaringhem, 1914, p. 17) ; les caractères anatomiques sont analogues dans les deux espèces. Nous avons constaté que les caractères épidermiques ne l'étaient pas moins. Par exemple, les nervures de la face externe des feuilles supérieures sont garnies de cellules exodermiques, aiguillons au sommet du limbe, cellules à pointe courte à la base du limbe et sur la gaine (fig. 44). Les cellules à pointe courte s'étendent

largement sur les nervures de la face externe des glumes et sur la face externe des glumelles.

Tous les caractères épidermiques, semblables à ceux d'*A.*

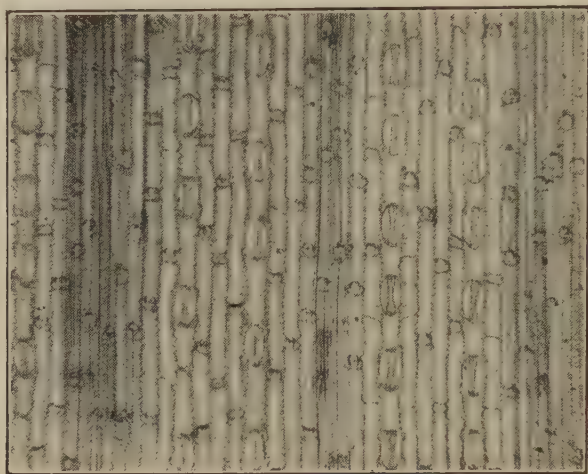


Fig. 44. — *Agropyrum Pouzolzii*. Face externe de la gaine de la feuille terminale, région moyenne. Épiderme silico-subéreux SZL_3 , avec cellules P_0 sur les nervures. — Gross. $\times 120$.

campestre, justifie l'opinion de Duval-Jouve. Les différences

entre les deux espèces sont seulement d'ordre morphologique, *A. Pouzolzii* se distinguant par son épi grêle et ses épillets espacés et très petits, à 2-3 fleurs.

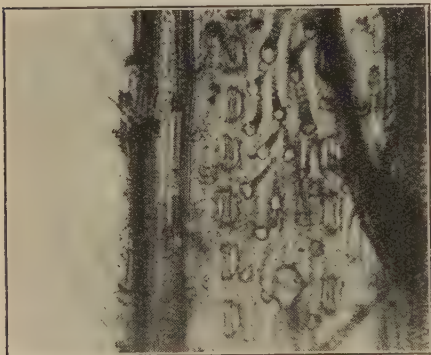


Fig. 45. — *Agropyrum Savignonii*. Glume ; face externe ; région moyenne. Épiderme de type SZL_3 , avec des cellules P_0 et de nombreux poils et aiguillons P et P_1 . — Gross. $\times 100$.

f. — « *AGROPYRUM SAVIGNONII* » Notaris.

Cette espèce, très voisine du groupe *A. glaucum*-*A. campestre*, s'en distingue surtout par la présence de

poils très développés sur toute la face externe des glumes et glumelles (fig. 45) et les entrenœuds de l'épi. La topographie épidermique est la même que chez *A. campestre*, et la dif-

férence porte uniquement sur l'inégal allongement des cellules exodermiques, Certaines d'entre elles deviennent des poils chez *A. Savignonii*, mais correspondent, par leur nature et leur position, aux cellules P_1 et P_0 voisines et à celles des glumes d'*A. glaucum* et d'*A. campestre*. L'accroissement des prolongements exodermiques n'a d'ailleurs lieu qu'au voisinage des fleurs : sur les nervures des entre-nœuds et des faces externes des feuilles n'existent que des cellules à pointe courte P_0 .

g. — « *AGROPYRUM PYCNANTHUM* » Godr. Gren.
et « *AGROPYRUM CÆSIUM* » Presl.

L'appellation *A. littorale* Dumort et Host. prêtant à confusion avec le terme *littoreum* Schumacher, nous désignerons par *A. pycnanthum* G. et Gr. une forme rapprochée par certains auteurs (Voir Ascherson et Græbner, 1902) d'*A. repens*, et définie par son large épi court et compact, son rachis scabre, ses épillets grands et imbriqués, écartés de l'axe, à 5-7 fleurs. L'examen de la topographie épidermique des individus répondant à ce signalement nous oblige à les rapprocher plutôt d'*A. glaucum*, en raison de la présence de cellules à pointe courte sur les nervures de la face externe de la feuille et de la forte différenciation de l'épiderme des feuilles terminales. Les caractères morphologiques invoqués sont d'appréciation assez peu précise et ne paraissent guère justifier la création d'une espèce. Ils n'autorisent pas davantage la réunion de ces formes à l'espèce *A. repens*.

Il en est de même pour *A. cæsium* Presl., qu'Ascherson distingue de la forme *eurepens* « *genuinum* » par ses feuilles



Fig. 46. — *Agropyrum cæsium*. Face externe de la gaine de la feuille terminale ; cellules P_0 sur la nervure. — Gross. $\times 120$.

rudes à la face externe, mais en le rangeant dans l'espèce collective *repens*. La topographie épidermique des échantillons identifiés comme *A. caesium* se rapproche souvent de celle du groupe *A. glaucum*-*A. campestre* et se montre différente de celle d'*A. repens*. La figure 46 montre nettement l'abondance des cellules à pointe courte sur les nervures de la face externe des gaines. La morphologie foliaire confirme d'ailleurs ce rapprochement.

h. — « *AGROPYRUM ELONGATUM* » P. B., Host.

L'espèce *A. elongatum* P. B. est bien définie par son mode

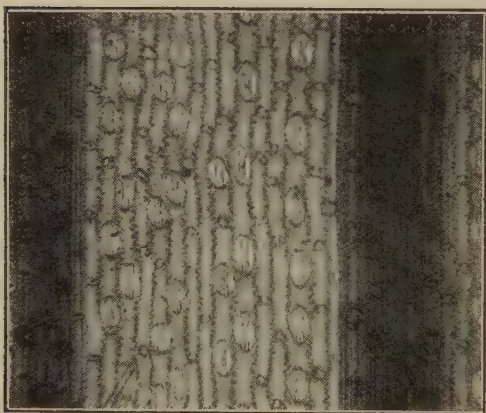


Fig. 47. — *Agropyrum elongatum*. Face externe de la gaine de la feuille terminale. Cellules P_0 sur les nervures. — Gross. $\times 100$.

de végétation cespiceux, exceptionnel dans le sous-genre *Euagropyrum*. Sa topographie épidermique permet de la rapprocher étroitement d'*A. glaucum*, en raison de l'abondance des cellules à pointe courte sur les nervures des faces externes des limbes et des gaines supérieures (fig. 47). Il en est de même pour les formes d'*Euagropyrum*

cespiteux étroitement liées à *A. elongatum*: *A. scirpeum* Presl., *A. corsicum* Rouy.

§ 2. — Sous-genre « *Goulardia* » (Husnot, pro. gen.).

a. — « *AGROPYRUM CANINUM* » P. B.

Godron, Ascherson et Græbner réunissent les espèces collectives : *Triticum caninum* et *Triticum repens* dans une section unique : *Braconnotia*. Husnot (1896, p. 83), au contraire, crée pour *A. caninum* un genre spécial : *Goulardia*. Entre ces

deux mesures extrêmes, nous adopterons l'opinion de Rouy, qui introduit le groupe *Goulardia* à titre de sous-genre dans le genre *Agropyrum*.

En effet, certains caractères permettent de séparer nettement *A. caninum* de toutes les espèces que nous avons décrites jusqu'ici : d'une part, l'aspect peu comprimé des épillets et, d'autre part, la forme des glumes, qui sont équilatérales, arrondies, renflées dans la partie moyenne et très progressivement atténuées en arête. Leur consistance foliacée est différente de celle que l'on observe dans les espèces d'*Euagropyrum*.

On pourrait être tenté d'ajouter à ces caractères, comme le font Ascherson et Græbner (1902, p. 641) et Hegi (1906, p. 382), la présence sur la glumelle inférieure d'une longue arête, généralement plus longue que la glumelle. Ce caractère est valable pour les formes d'*A. caninum* européennes, mais il ne l'est plus pour certaines variétés ou espèces américaines, telles que *A. caninum Hornemanni* Koch (*Herb. gén. Mus.*, n° 2685, Flora of West Newfoundl. exsicc. herb. Gray.), qui possèdent de très courtes arêtes. On ne saurait donc en faire un caractère du sous-genre *Goulardia*, et il est préférable de distinguer ce sous-genre, comme le font Rouy et Husnot, par la forme des épillets et des bractées et par celle du caryopse plan sur la face interne. La présence d'une arête, souvent très longue, et le caractère cespiteux de la végétation, ne peuvent entrer qu'en seconde ligne, car ces caractères existent aussi chez certaines formes du sous-genre *Euagropyrum*.

Caractères épidermiques.

Feuilles. — A la face externe du limbe des feuilles supérieures, les nervures sont garnies d'aiguillons P_2 dans la partie apicale. A la base du limbe et sur la gaine, les cellules exodermiques se raréfient et disparaissent, laissant place à un épiderme silico-subéreux uniforme (fig. 48). Dans les bandes entre nervures, on trouve au sommet du limbe quelques files de cellules longues homogènes ol_3 . Ces files disparaissent à la base du limbe et sur la gaine, où les bandes entre nervures

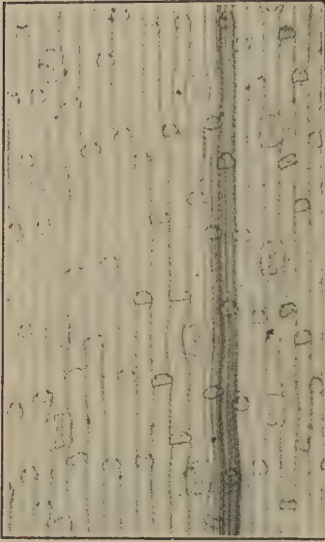


Fig. 48. — *Agropyrum caninum*.
Gaine de la feuille terminale, face
externe; région moyenne. Épi-
derme silico-subéreux uniforme
SZL₃. — Gross. $\times 120$.

ressemblent à ceux d'*A. repens*; ils vont de pair avec les caractères tirés de l'aspect des feuilles, qui présentent aussi de nombreux points de ressemblance : feuilles minces, planes, souples, d'un vert franc, à nervures fines peu saillantes sur la face supérieure du limbe. Les caractères anatomiques des chaumes, mis en évidence par Duval-Jouve, contribuent également à rapprocher ces deux espèces.

A. caninum compte en Europe diverses varié-

sont occupées seulement par un épiderme subéreux avec quelques cellules à crochets (ZP_{1/3}) (Voir Pl. XI, fig. 4).

Glumes et glumelles. — Au sommet de leur face externe, les glumes et glumelles portent sur leurs nervures des files d'aiguillons P₂ qui se continuent sur les arêtes. L'aire des cellules à pointe courte P₀ occupe les nervures à la base des glumes et la plus grande partie de la face externe des glumelles (fig. 49 et Pl. XI). Le sommet de la glumelle supérieure, hérissé d'aiguillons, porte deux courtes pointes éloignées l'une de l'autre (fig. 50).

Tous ces caractères épidermiques



Fig. 49. — *Agropyrum caninum*. Glume, face
externe, région moyenne. Épiderme de type SZL₃
partout. Les nervures portent en outre des aiguil-
lons P₂ et des cellules à pointe courte P₀. —
Gross. $\times 120$.

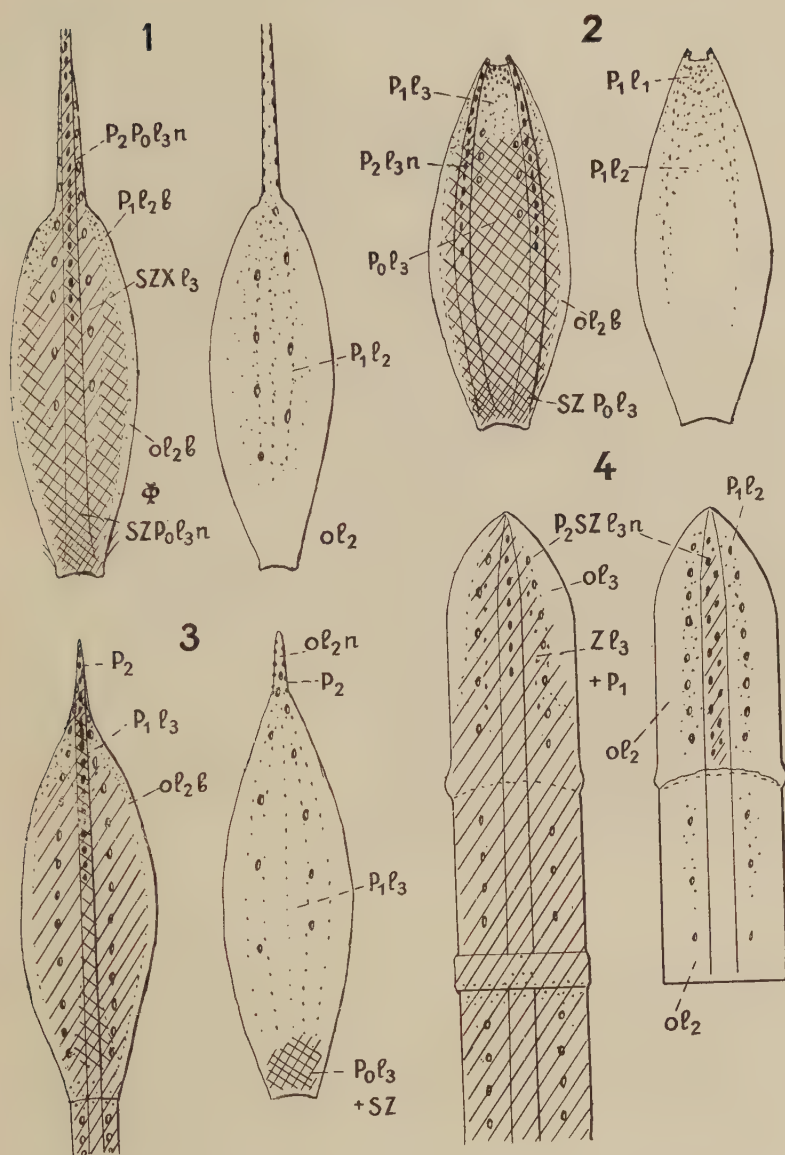


PLANCHE XI

« *Agropyrum caninum* » P. B.

- Fig. 1. — Glumelle inférieure.
 Fig. 2. — Glumelle supérieure.
 Fig. 3. — Glume.
 Fig. 4. — Feuille terminale.

tés : *majus* Baumg., *subtriflorum* Parl., *gracilius* Lange. Elles sont peu différentes les unes des autres au point de vue épidermique, et leur distinction porte sur les différences de vigueur.

b. — L'autre espèce européenne du sous-genre *Goulardia* :

A. Panormitanum Parl., présente les mêmes caractères épidermiques qu'*A. caninum*.



Fig. 50. — *Agropyrum caninum*. Sommet de la glumelle supérieure ; face externe. — Gross. $\times 100$.

En Amérique et en Asie septentrionales, par contre, la variabilité du sous-genre *Goulardia* semble beaucoup plus grande : les arêtes peuvent devenir très courtes, comme dans la variété *Hornemanni* Koch, ou très longues, comme dans l'espèce *A. ciliare* Franchet, du Japon. Les glumes et les glumelles peuvent devenir velues, variation analogue à celle d'*A. Saviignonii* (A. c. du Saskatchewan dans *Herb. gén.*

Mus., coll. E. Bourgeon, 1858 ; exsicc. Palliser's Brit. N. Am. Expl. Expedit.).

Certaines variétés ont des feuilles étroites, enroulées, avec une forte différenciation épidermique (fig. 51 et 52) (A. c. de Laramie dans *Herb. gén. Mus.*, n° 3458, Aven. Nelson ; exsicc. U. S. Dept. of Agric. et A. c. du Saskatchewan précité). D'autres, au contraire, ont des épidermes foliaires peu différenciés : chez *A. c. Hornemanni* Koch, les plages de cellules longues homogènes ol_2 sont très larges et envahissent les bandes entre nervures de la face externe des feuilles supérieures, non seulement sur le limbe, mais sur le sommet de la gaine.

Quelques variétés ont un rachis flexueux et un port rappelant celui de certains *Ægilops* (*A. ciliare* Franchet).

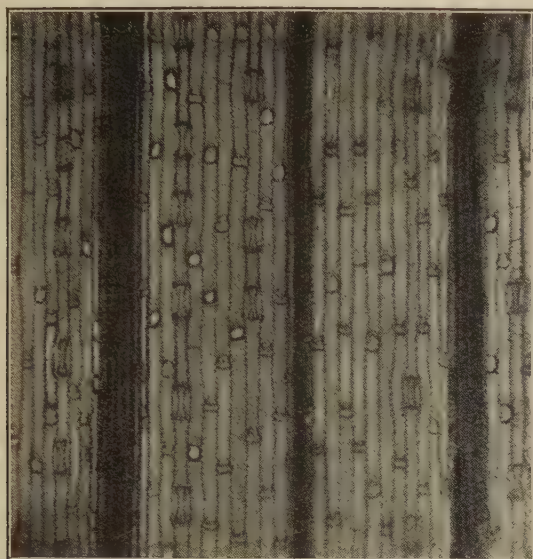


Fig. 51. — *Agropyrum caninum*. Variété de Laramie. Limbe de la feuille terminale, face externe ; région moyenne ; épiderme de type SZL_3 partout, avec quelques cellules P_1 . Forte différenciation foliaire. — Gross. $\times 120$.

Le sous-genre *Goulardia*, très simple en France, est donc susceptible de montrer, dans d'autres domaines, un polymorphisme presque comparable à celui des autres groupes d'*Agropyrum*, tant au point de vue de certains caractères épidermiques qu'à celui des caractères morphologiques. Nous devons remarquer cependant que ses variations épidermiques portent sur des caractères de gradation et n'affectent pas le plan fondamental de répartition des éléments. A cet égard, le sous-genre *Goulardia* présente une complexité comparable seulement à celle d'une simple section du sous-genre *Euagropyrum*.

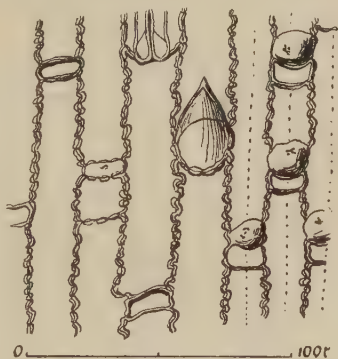


Fig. 52. — *Agropyrum caninum*. Détail de l'épiderme photographié figure 47.

§ 3. — Sous-genre « *Eremopyrum* » Ledeb.

Le sous-genre *Eremopyrum* est très nettement distinct par une série de caractères des sous-genres précédents : les glumes étroites, pauvres en nervures ; l'épi relativement court dépourvu d'épillet terminal, garni d'épillets serrés, orientés

presque perpendiculairement à l'axe de l'épi, donnent un aspect très particulier aux nombreuses espèces que l'on peut grouper sous ce titre.

Hackel, Ascherson et Græbner opposent les *Eremopyrum* à tout le reste du genre, et, en effet, il semble exister là un groupe bien délimité beaucoup plus éloigné des genres *Euagropyrum* et *Goulardia* que ceux-ci ne le sont l'un de l'autre. A l'intérieur du sous-genre *Eremopyrum*, les variations sont même d'une amplitude plus grande que dans l'ensemble des autres *Agropyrum*, au point de vue biologique tout au moins. Le sous-genre doit être divisé en deux sections (Boissier, 1884, p. 659) : *Perennia*, espèces vivaces, à glumes non scarieuses

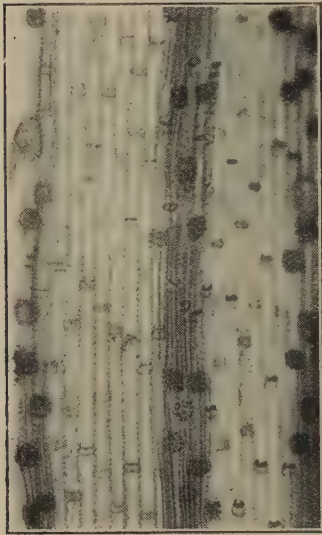


Fig. 53. — *Agropyrum cristatum*.
Gaine de la feuille terminale ; face
externe ; les cellules P_0 des ner-
vures se détachent en gris foncé.
— Gross. $\times 120$.

sur les bords, et *Annua*, espèces annuelles, à glumes scarieuses sur les bords et cohérentes par leurs bases. Dans la première se rangent les espèces : *cristatum* P. B. Schreb, *Sibiricum* Willd, *bulbosum* Boiss. Dans la seconde, les espèces : *orientale* L., *prostratum* L., *squarrosus* Roth., *Bourgæi* Boiss., etc. La comparaison de deux espèces prises dans chacune des deux sections va montrer, sous la diversité d'aspect, une grande unité du plan épidermique :

a. — «*AGROPYRUM CRISTATUM*» P. B., Gærtn.*Caractères épidermiques.*

Feuilles. — La face externe des feuilles du sommet porte un épiderme très différencié (Pl. XIV, fig. 1), partout silico-subéreux, avec, sur les nervures du limbe et de la gaine, de nombreuses cellules à pointe courte P_0 (fig. 53). Les nervures du limbe portent en outre des aiguillons P_2 . La face interne de la gaine est recouverte d'un épiderme homogène ol_2 , dépourvu de cellules exodermiques.



Fig. 54. — *Agropyrum cristatum*. Glumelle inférieure ; face externe ; détail d'une cellule P_0 .

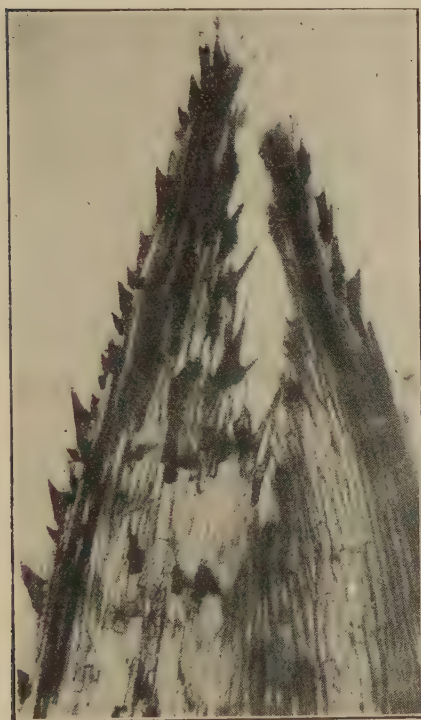


Fig. 55. — *Agropyrum cristatum*. Sommet de la glumelle supérieure. — Gross. $\times 120$.

Glumes. — Les glumes, très étroites, sont fortement différenciées sur leurs deux faces, qui sont recouvertes d'un épiderme à parois engrenées, portant de nombreux éléments exodermiques : cellules à pointe courte et poils.

Glumelles. — Les glumelles sont également riches en cellules exodermiques P_0 , P_1 et P_2 . Les parois cellulaires, fortement ondulées, peuvent atteindre une grande épaisseur (fig. 54).

Le sommet de la glumelle supérieure possède une forme très particulière : les deux carènes se prolongent en deux pointes hérissées d'aiguillons P_2 et séparées par une profonde et étroite échancrure, qui mesure de un à un demi-millimètre de profondeur (fig. 55).

b. — « AGROPYRUM ORIENTALE » L.

Caractères épidermiques.

Les glumes et glumelles présentent les mêmes caractères épidermiques que celles d'*A. cristatum* : glumes très diffé-

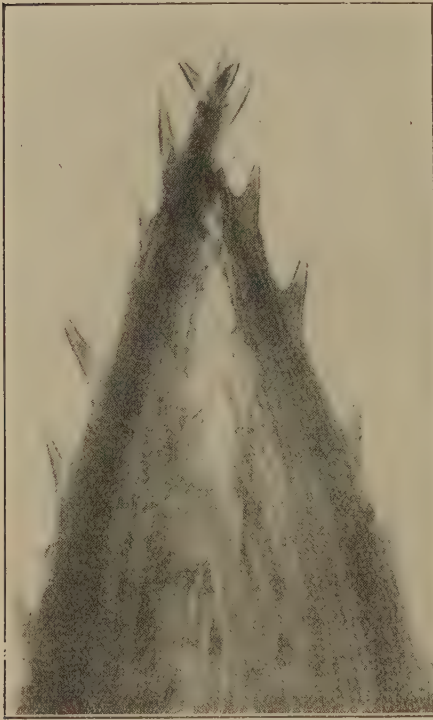


Fig. 56. — *Agropyrum orientale*. Sommet de la glumelle supérieure. — Gross. $\times 120$,

renciées sur les deux faces ; glumelle supérieure pourvue à son sommet de deux pointes hérissées d'aiguillons P_2 (fig. 56). Les feuilles, par contre, possèdent des caractères très différents (Pl. XIV, fig. 2).

Le limbe de la feuille terminale porte à sa face externe un épiderme faiblement différencié. Les nervures sont marquées par des files différenciées peu nombreuses portant des cellules siliceuses et des poils. Les bandes entre nervures sont garnies d'un épiderme homogène ol_2 , à cellules longues, à parois lisses portant de place en place des poils P (fig. 57). La gaine, plus fortement différenciée,

porte sur les nervures de sa face externe des cellules à pointe courte P_0 , sur sa face interne un épiderme homogène ol_2 .

En résumé, *A. orientale* se rapproche d'*A. cristatum* par les caractères de répartition de ses éléments épidermiques ; il s'en distingue par des caractères de gradation, les épidermes de ses feuilles supérieures étant beaucoup moins différenciés. Cette constatation confirme les étroites relations établies entre les deux espèces d'après la morphologie de leur appareil floral.

§ 4. — Sous-genre «*Rouxia*» (Husnot, pro. gen.).

«*A. Rouxii*» Grenier et Duval-Jouve.

L'espèce très rare *A. Rouxii* possède des caractères si sin-

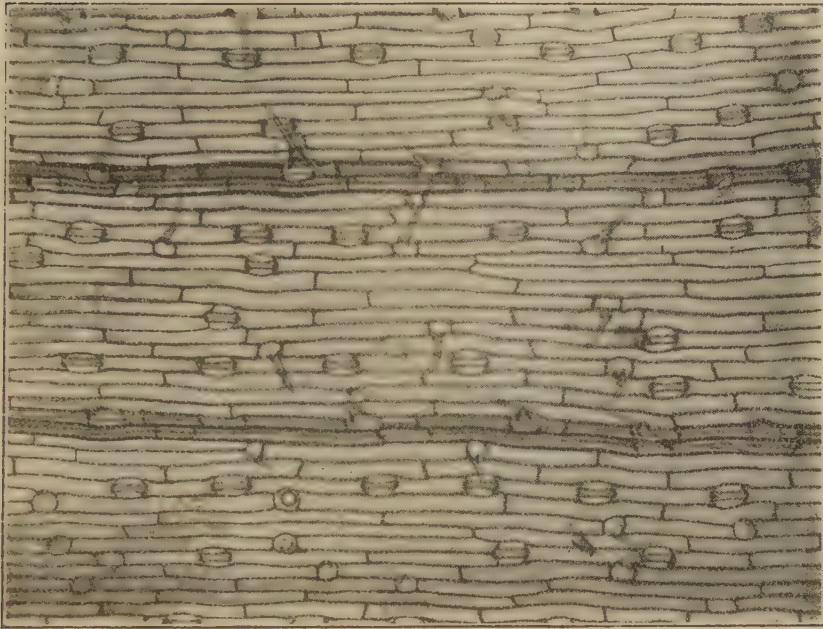


Fig. 57. — *Agropyrum orientale*. Limbe de la feuille terminale ; face externe ; région moyenne. — Gross. $\times 120$.

guliers que presque tous les auteurs ont dû lui conserver une place à part dans la classification des *Agropyrum*. Husnot en faisait un genre ; Ascherson et Græbner, un sous-genre, *Phocæopyrum*. Rouy conserve le nom *Rouxia* en lui donnant la valeur d'un sous-genre. Nous adopterons cette dernière mesure, car elle évite l'introduction d'un terme nouveau. Les hypothèses attribuant à l'espèce *A. Rouxii* une origine hybride n'ont pas reçu de confirmation expérimentale. Certains des caractères d'*A. Rouxii*, l'étroitesse des glumes et leur pauvreté en nervures, paraissent le rapprocher du sous-genre *Eremopyrum*. Mais l'aspect de l'épi, grêle, allongé, fra-

gile, à épillets appliqués, permet de l'en distinguer nettement.

L'étude des caractères épidermiques milite également en faveur de la distinction d'un sous-genre *Rouxia* distinct

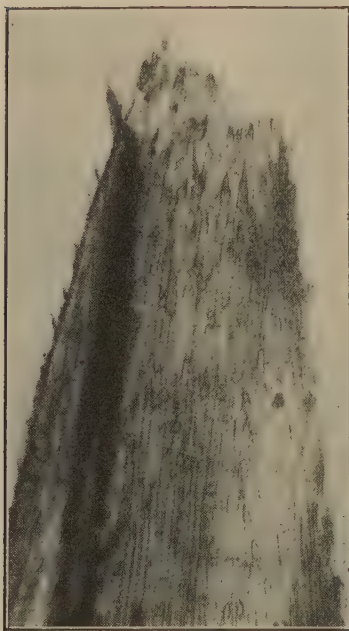


Fig. 58. — *Agropyrum Rouxii*. Sommet de la glumelle supérieure. — Gross. $\times 120$. (A comparer avec les figures 56 et 57.)

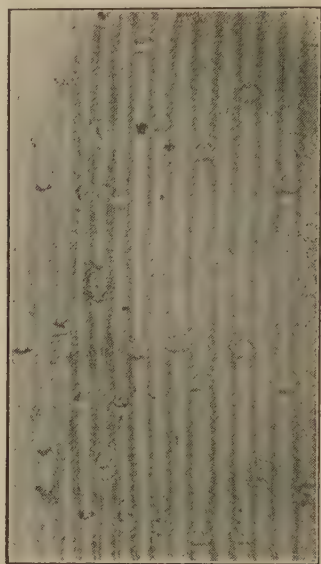


Fig. 59. — *Agropyrum Rouxii*. Gaine de la feuille terminale; face externe; région moyenne. — Gross. $\times 120$.

d'*Eremopyrum*, toutes réserves faites au sujet de la pureté de l'espèce qui le représente.

Caractères épidermiques.

Glumes et glumelles. — Les glumes, étroites, sont très différenciées sur les deux faces. Elles possèdent des cellules à pointe courte sur la face externe et à la base de la face interne. La glumelle supérieure est nettement différente de celle d'*A. cristatum* : son sommet est très peu échancré et porte des crochets de petite taille et peu nombreux (fig. 58). Rien n'y rappelle les deux pointes hérissées d'aiguillons qui existent chez les *Eremopyrum*.

Feuilles. — Les feuilles, roulées et étroites, ont un épiderme très différencié. Les nervures de la face externe sont recouvertes d'un épiderme silico-subéreux SZ portant quelques aiguillons au sommet du limbe et quelques rares cellules à pointe courte à la base du limbe et sur la gaine (fig. 59, et Pl. XIV, fig. 4). La face interne de la gaine possède un épiderme homogène ol_2 sur la plus grande partie de son étendue, avec, dans les bandes entre nervures, des cellules à crochet P_1 , qui n'empiètent pas sur la ligule.

CHAPITRE VI

GROUPEMENT DES ESPÈCES DU GENRE «AGROPYRUM» D'APRÈS LEURS CARACTÈRES ÉPIDERMIQUES

Les schémas et descriptions que nous avons fournis pour chaque espèce se rapportent à des types moyens. A l'intérieur d'une même espèce, on observe des variations plus ou moins étendues :

1° L'aire de dispersion d'un élément épidermique donné peut être plus ou moins grande par rapport au contour général de l'organe (variation d'extension) ;

2° Dans les limites de son aire de dispersion, un élément donné peut être plus ou moins fréquent (variation de densité) ;

3° La saillie des éléments exodermiques peut être plus ou moins grande (variation de pilosité).

Tous ces types de variations peuvent présenter des degrés d'importance divers, depuis les variations individuelles et stationnelles jusqu'aux variétés et aux sous-espèces fixes. Leur étendue n'est pas assez considérable pour que les caractères épidermiques puissent se confondre totalement entre deux espèces éloignées.

La comparaison des schémas moyens des principales espèces nous a conduit à reconnaître un certain nombre de groupes naturels, correspondant tantôt à un sous-genre, tantôt à une fraction d'un sous-genre.

§ 1. — Affinités des espèces appartenant au sous-genre «*Euagropyrum*».

La distribution des types d'épiderme sur les bractées florales et les feuilles dans les principales espèces appartenant au sous-genre *Euagropyrum* peut se ramener à quatre schémas principaux figurés dans la planche XII.

Ces schémas présentent entre eux des différences de deux catégories : d'une part, des différences portant sur le plan de répartition des divers éléments, sur les glumes, les glumelles, les parties différenciées des feuilles supérieures ; d'autre part, des différences portant sur l'extension totale atteinte par les plages différenciées sur les feuilles supérieures.

Les caractères de la première catégorie sont plus importants que ceux de la seconde. L'observation montre qu'ils se superposent à des caractères morphologiques et anatomiques de premier ordre. D'autre part, ils correspondent à des changements complets dans le plan topographique de l'épiderme, dans les limites respectives des divers types d'éléments différenciés.

Les caractères de la seconde catégorie, au contraire, correspondent à de minimes différences morphologiques et anatomiques, de l'importance de la variété. Ils ne concernent que l'extension de l'ensemble des éléments différenciés, sans que les rapports réciproques de ces éléments soient modifiés. Les feuilles du sommet d'une variété à caractère juvénile peuvent être semblables à des feuilles basses d'une variété plus différenciée.

Par exemple, *A. campestre* présente un plan topographique très voisin de celui d'*A. glaucum* en ce qui concerne les glumes, les glumelles et les gaines foliaires. Il s'en distingue surtout par le limbe de ses feuilles supérieures, qui est moins différencié. C'est un simple caractère de « gradation », analogue à celui qui sépare les unes des autres certaines variétés d'*A. repens* et qui ne correspond pas à des caractères anatomiques et floraux importants. *A. campestre*, forme à caractère juvénile persistant, est, vis-à-vis d'*A. glaucum*, dans la même situation qu'un *A. repens majus* vis-à-vis d'un *A. repens* à forte gradation. Dans le premier cas, l'écart, plus considérable, devient sensible dans la morphologie elle-même, ce qui a permis la distinction de deux espèces ; alors que, dans le cas d'*A. repens*, on a cru devoir établir seulement des variétés.

Au contraire, *A. glaucum* et *A. junceum*, qui, dans certains

cas, peuvent avoir un port assez semblable, possèdent des topographies épidermiques entièrement différentes : les glumes, les glumelles, les nervures des faces externes des feuilles sont, chez *A. junceum*, très pauvres en éléments exodermiques, contrairement à ce qui existe chez *A. glaucum*. Cette différence des épidermes permet d'établir une coupure très nette entre les deux espèces ; elle se superpose à des différences anatomiques considérables qui en montrent toute l'importance.

Les ressemblances qui existent entre les deux espèces *A. glaucum* et *A. junceum* tiennent à l'analogie de leurs types de gradation, mais ce n'est là qu'un caractère de convergence, qui peut être observé dans des groupes très lointains : *Euagropyrum*, *Eremopyrum*, *Elymus*, *Avena*, *Psamma*, etc. Nous ne devons donc pas lui accorder plus d'importance qu'aux caractères morphologiques qui l'accompagnent : aspect et consistance des feuilles, port junciforme, tous caractères liés au mode de vie de la plante.

En tenant compte seulement des caractères épidermiques fondamentaux, il est possible de réunir les espèces françaises du sous-genre *Euagropyrum* en trois groupes. Ces groupes sont homogènes non seulement au point de vue de leurs épidermes, mais aussi au point de vue de leurs principaux caractères anatomiques. Pour éviter des répétitions et ne conserver que l'essentiel, la description des épidermes sera limitée à la face externe des bractées florales et de la feuille qui précède immédiatement l'épi (Voir Pl. XII et XIII).

PREMIER GROUPE. — TYPE «AGROPYRUM JUNCEUM» P. B.

a. CARACTÈRES ANATOMIQUES ET FLORAUX. — Épi à rachis épais, *très fragile* ; glumes et glumelles obtuses ; feuilles épaisses, enroulées, profondément canaliculées à la face interne ; chaume plein, à faisceaux libéro-ligneux disposés sur deux ou trois rangs ; souche toujours stolonifère, à rhizomes pleins, où l'épaisseur de l'écorce, très faible, représente environ un dixième du rayon, et où les faisceaux libéro-ligneux sont disposés sur trois ou quatre rangs.

b. CARACTÈRES ÉPIDERMIQUES. — Cellules exodermiques absentes sur les glumes, sur le sommet de la gaine et sur le limbe des feuilles terminales, ainsi que sur les entre-nœuds supérieurs ; aire des cellules à pointe courte limitée à la base des glumelles, absente sur les autres appendices ; épiderme du limbe des feuilles supérieures uniformément différencié sur toute son étendue, et doublé d'une couche continue de fibres hypodermiques, s'étendant même dans les bandes, entre les nervures ; face interne des glumes dépourvue à sa base de cellules exodermiques. Cellules exodermiques nombreuses au sommet de la face interne de la gaine et à la base de la ligule.

DEUXIÈME GROUPE. — TYPE « *AGROPYRUM REPENS* » P. B.

a. CARACTÈRES ANATOMIQUES ET FLORAUX. — Épi allongé, à rachis non fragile ; glumes lancéolées, aiguës ou acuminées ; glumelles acuminées ou aristées ; feuilles minces, planes, à nervures peu saillantes et espacées, la saillie des nervures étant sensiblement égale sur les deux faces ; chaume creux à faisceaux disposés sur un rang ; souche toujours stolonifère ; rhizome à faisceaux disposés sur un à trois rangs, où l'épaisseur de l'écorce, toujours considérable, atteint environ la moitié du rayon total.

b. CARACTÈRES ÉPIDERMIQUES. — Cellules exodermiques nombreuses à la partie supérieure des glumes, des glumelles et des nervures du limbe ; aire des cellules à pointe courte occupant la plus grande partie de la surface des glumelles et la base des glumes, absente sur les nervures des entre-nœuds, de la gaine et de la base du limbe. Épiderme du limbe des feuilles supérieures plus ou moins différencié selon les variétés, sans doublure de fibres hypodermiques dans les bandes entre les nervures.

TROISIÈME GROUPE. — TYPES « A. GLAUCUM » R. et Sch.,
« A. CAMPESTRE » Godr. et Gren.

a. CARACTÈRES ANATOMIQUES ET FLORAUX. — Épi à rachis peu fragile ; glumes et glumelles mucronées ou aristées ; feuilles épaisses, enroulées, ou bien planes avec tendance à l'enroulement sur les bords, à nervures plus saillantes à la face interne qu'à la face externe du limbe ; chaume à faisceaux disposés sur un rang ; souche stolonifère ou cespiteuse ; rhizome à faisceaux disposés sur un ou trois rangs, avec une écorce dont l'épaisseur est comprise entre les deux tiers et le cinquième du rayon total.

b. CARACTÈRES ÉPIDERMiques. — Aire des cellules à pointe courte occupant la plus grande partie de la surface des glumelles, la base des glumes et *s'étendant aux nervures des limbes, des gaines et des entre-nœuds supérieurs du chaume.* Épiderme du limbe des feuilles supérieures plus ou moins différencié selon les espèces et variétés, sans fibres hypodermiques dans les bandes entre nervures.

Les trois groupes de caractères que nous venons d'énumérer semblent assez cohérents pour que l'on puisse les considérer comme définissant trois sections nettement distinctes. Nous proposons de les nommer respectivement : sections *Juncea*, *Repentia* et *Intermedia* (1). Les deux premiers termes sont empruntés au nom de l'espèce type de la section, le troisième à un nom qui fut employé dans deux acceptions différentes (par Host et Duval-Jouve ; voir Rouy, 1913, p. 321). Peu utilisable actuellement comme nom d'es-

(1) Aux termes des décisions des congrès internationaux (Briquet, 1930, p. 18), les noms constitués par des adjectifs pluriels devraient désigner des sous-sections. Mais, comme l'introduction de deux degrés : sections et sous-sections, ne paraît pas actuellement nécessaire, nous préférons éviter la création de noms nouveaux en proposant pour les sections trois termes dérivant des noms d'espèces.

L'importance des sections ainsi constituées correspond à peu près à celle des « espèces collectives » (*gesammtarten*) d'Ascherson et Græbner, mais avec des limites totalement différentes.

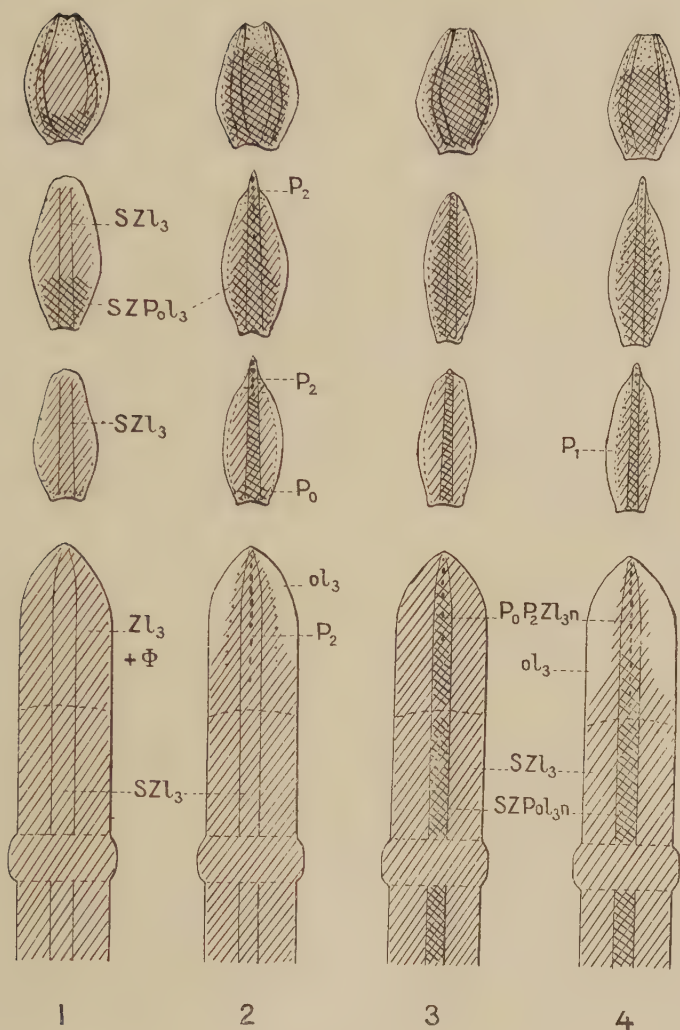


PLANCHE XII

Comparaison des épidermes des principales espèces du sous-genre « Euagropyrum » Boiss.

Fig. 1. — *Agropyrum junceum*.

Fig. 2. — *Agropyrum repens*.

Fig. 3. — *Agropyrum glaucum*.

Fig. 4. — *Agropyrum campestre*.

Pour chaque espèce, les pièces représentées sont, de haut en bas : la glumelle supérieure, la glumelle inférieure, une glume, la feuille terminale. La face externe de chaque appendice est seule figurée.

pèce, en raison des confusions que son emploi risque de provoquer, ce terme s'appliquerait parfaitement à une section englobant l'ensemble des espèces qui furent dénommées *A. intermedium*.

Les trois sections montrent des richesses inégales en nombre d'espèces et de variétés :

La section *Juncea* n'est représentée que par une seule espèce, très constante, *A. junceum* P. B. Elle ne présente en France que deux variétés : *genuinum* Gren. et Godr. et *macrostachyum* Gr. et G. (*megastachyum* Fries).

La section *Repentia* n'offre également en France qu'une seule espèce, mais cette fois polymorphe, *A. repens* P. B., avec de nombreuses variétés reconnaissables d'après le développement des arêtes ou la pilosité : *Vaillantianum*, *dumetorum*, *Leersianum* et *arvense* Reichb., *sepium* et *pubescens* Döll, etc.

La section *Intermedia*, au contraire, est représentée par de nombreuses formes qui méritent, pour l'importance de leurs caractères différentiels, le nom d'espèces : *A. glaucum* R. Sch. ; *campestre* Godr. et Gren., *pycnanthum* Godr. et Gren., *cæsium* Presl., *Pouzolzii* Godr. et Gren., *elongatum* P. B., *Savignonei* de Not. Bien que la distinction des types extrêmes soit toujours facile, la richesse en formes est telle qu'il est souvent possible de trouver entre deux espèces tous les intermédiaires, par exemple entre *A. campestre*, *A. glaucum* et *A. cæsium*. Ceci est un nouvel argument montrant la nécessité de réunir toutes ces formes dans une même section, groupe homogène au point de vue des caractères épidermiques et anatomiques fondamentaux, mais remarquablement polymorphe et fécond en variations de détail.

La seule espèce *campestre* Godr., au sens le plus strict, fournit des variétés de toutes catégories : des formes à épi grêle ou épais, lâche ou condensé, mutique ou aristé, des formes vivipares à entre-nœud terminal très long, des formes à

(Suite de la légende de la planche XIII.)

Pour chaque espèce, la figure supérieure représente une portion de la partie moyenne du limbe ; la figure inférieure, une portion de la partie moyenne de la gaine. Les fibres sous-épidermiques, vues par transparence, sont figurées en pointillé.

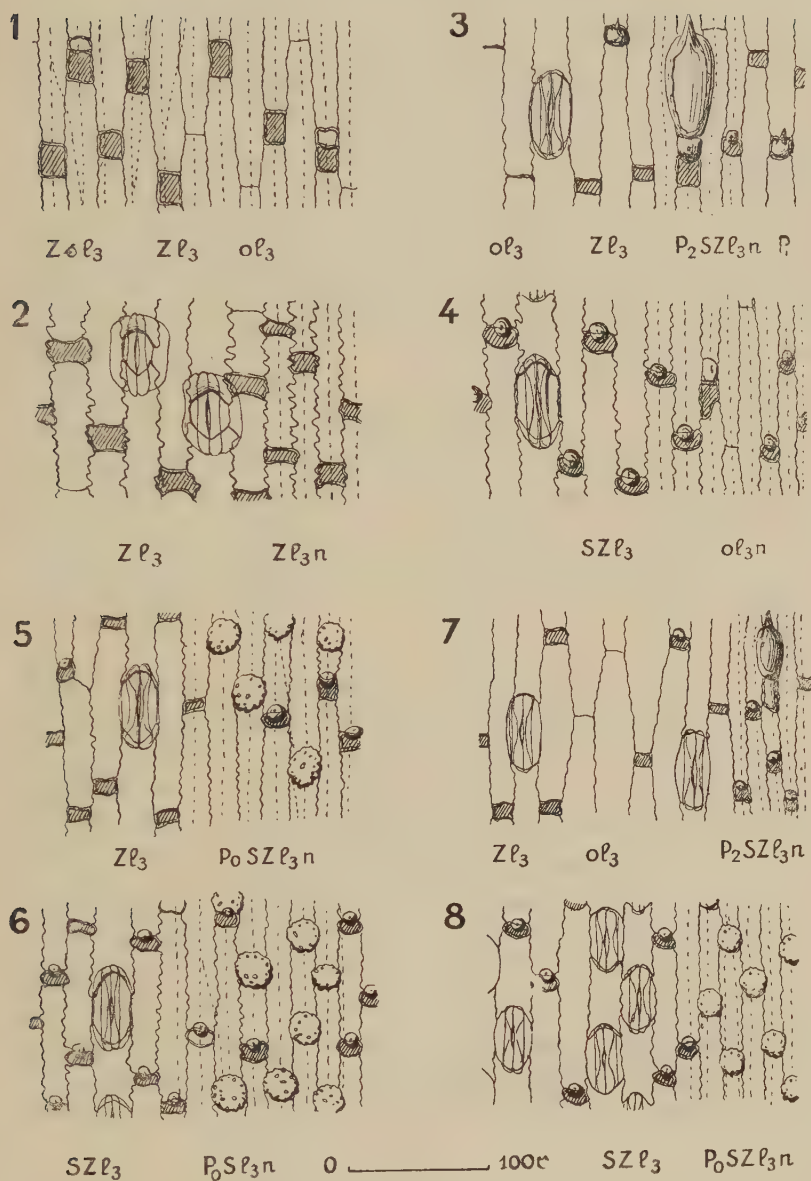


PLANCHE XIII

Comparaison des épidermes des principales espèces du sous-genre « *Euagropyrum* » (détails).

Portions d'épiderme occupant des positions semblables sur la face externe de la feuille terminale (détails correspondant aux schémas de la planche XII).

Fig. 1 et 2. — *Agropyrum junceum*.

Fig. 3 et 4. — *Agropyrum repens*.

Fig. 5 et 6. — *Agropyrum glaucum*.

Fig. 7 et 8. — *Agropyrum campestre*.

entre-nœud terminal court ; en outre, l'espèce *A. Pouzolzii* pourrait être considérée comme une simple variété grêle et appauvrie d'*A. campestre*, et l'espèce *A. Savignonei*, comme une forme où les cellules exodermiques ont pris un développement exceptionnel et sont devenues des poils visibles à l'œil nu. Nous avons vu, à propos des variétés d'*A. repens*, que de telles différences étaient de simples modifications quantitatives n'altérant pas le plan qualitatif de répartition des cellules ; elles présentent cependant une grande stabilité.

Agropyrum elongatum P. B. et ses races : *scirpeum* Presl., *corsicum* Rouy, contrastent avec toutes les autres espèces de leur section par leur mode de végétation cespiteux. Mais il n'y a là qu'un caractère de croissance qui ne coïncide pas avec des différences anatomiques ou épidermiques profondes. La conservation, pour ces formes d'une section séparée : *cæspitosa* Rouy, ne nous a pas semblé indispensable.

§ 2. — Affinités des espèces appartenant aux sous-genres « *Eremopyrum* », « *Goulardia* », « *Rouxia* ».

La comparaison des planches XII et XIV permet de dégager les affinités des autres espèces d'*Agropyrum* avec les espèces étudiées au paragraphe précédent.

Le sous-genre *Eremopyrum* s'oppose à tous les autres par une série de caractères : la constitution du sommet de la glumelle supérieure, la forme des glumes, l'orientation des épillets. Au point de vue des caractères épidermiques, certaines affinités apparaissent cependant entre lui et la section *Intermedia* : les cellules à pointe courte P_0 montrent une distribution analogue sur les nervures de la face externe des feuilles.

Le sous-genre *Goulardia* présente des caractères épidermiques analogues à ceux d'*Agropyrum repens* et de la sec-

(Suite de la légende de la planche XIV.)

glumelle inférieure, une glume, la feuille terminale. La face externe de chaque appendice est seule figurée.

Erratum. — Lire P_2S_3n au lieu de P_2S_3n au sommet du limbe figures 3 et 4.

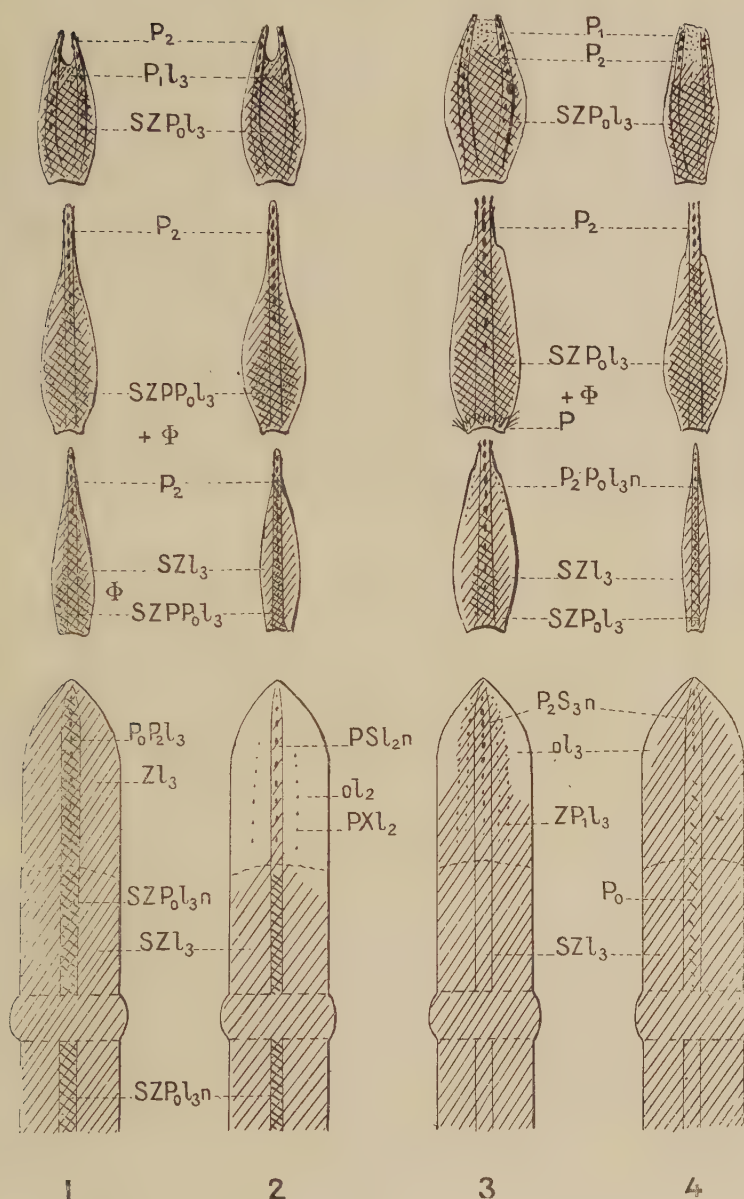


PLANCHE XIV

Comparaison des principales espèces des sous-genres « Eremopyrum », « Goulardia », « Rouxia ».

Fig. 1. — *Agropyrum cristatum*.

Fig. 2. — *Agropyrum orientale*.

Fig. 3. — *Agropyrum caninum*.

Fig. 4. — *Agropyrum Rouxii*.

Pour chaque espèce, les pièces représentées sont, de haut en bas : la glumelle supérieure, la

tion *Repentia* : la répartition des types d'épiderme sur la gaine et le limbe est sensiblement la même dans les deux cas.

Le sous-genre *Rouxia* possède des caractères intermédiaires, mais la constitution de ses glumelles le rapproche davantage du sous-genre *Euagropyrum* que du sous-genre *Eremopyrum*.

Dans l'ensemble du genre *Agropyrum*, la section *Juncea* est tout aussi isolée qu'elle l'était à l'intérieur du sous-genre *Euagropyrum*, et ses caractères épidermiques l'écartent de tous les autres groupes.

Ces affinités sont soulignées à la fois par l'examen de la distribution géographique et par celui du mode de variation ; les aires de dispersion des différents groupes d'espèces peuvent être résumées ainsi :

Section <i>Juncea</i>	{ Région littorale de l'Europe, de l'Afrique du Nord, de l'Asie Mineure.
— <i>Repentia</i>	Très répandu dans l'hémisphère nord.
— <i>Intermedia</i>	Région méditerranéenne de l'ancien continent.
Sous-genre <i>Goulardia</i> ...	{ Très répandu dans la zone tempérée de l'hémisphère nord.
— <i>Eremopyrum</i> .	Europe orientale, Asie.
— <i>Rouxia</i>	France méridionale, très localisé.

Cette distribution montre, d'une part, que les sections du sous-genre *Euagropyrum* établies d'après les caractères épidermiques occupent un domaine homogène ; d'autre part, que les groupes liés par des affinités épidermiques, d'un côté *Goulardia* et *Repentia*, de l'autre *Eremopyrum* et *Intermedia*, croissent dans des régions semblables, en présentant à peu près la même extension : les deux premiers sont cosmopolites dans la zone tempérée nord, les deux autres habitent la région continentale de l'ancien monde.

L'examen des variations à l'intérieur des groupes montre également des relations entre le polymorphisme d'*A. repens* et celui d'*A. caninum*, espèces riches en variétés d'après leur morphologie florale, mais conservant une certaine unité par leur appareil végétatif. Au contraire, dans le sous-genre

Eremopyrum comme dans la section *Intermedia*, les variations de l'appareil végétatif deviennent considérables et imposent la création d'espèces différentes, bien que les caractères anatomiques, floraux et épidermiques conservent une certaine homogénéité. Dans ces deux groupes, la différenciation des épidermes, la gradation, varient dans de larges limites, sans que pour cela le plan topographique soit altéré.

Le tableau suivant résume les caractères épidermiques des principales espèces d'*Agropyrum*. La première colonne, A, renferme les espèces à épidermes très différenciés; la troisième, C, les espèces où le caractère juvénile des épidermes persiste jusqu'aux feuilles terminales du chaume. La seconde colonne, B, groupe les espèces qui présentent des caractères intermédiaires :

SOUS-GENRES.	A	B	C
<i>Goulardia</i>		<i>caninum</i>	
		<i>repens</i>	
<i>Euagropyrum</i> ..	<i>junceum</i>		
	<i>glaucum, elongatum</i>	<i>campestre</i>	
<i>Eremopyrum</i> ..	<i>cristatum</i>		<i>orientale</i> .
<i>Rouxia</i>	<i>Rouxii</i>		

Au point de vue du mode de végétation, le groupement est le suivant :

SOUS-GENRES.	ESPÈCES STOLONIFÈRES ; CESPITEUSES ; ANNUELLES
<i>Goulardia</i>	<i>caninum</i>
	<i>repens</i>
<i>Euagropyrum</i> ..	<i>junceum</i>
	<i>glaucum, campestre</i>
	<i>elongatum</i>
<i>Eremopyrum</i> ..	<i>cristatum</i>
	<i>orientale</i> .
<i>Rouxia</i>	<i>Rouxii</i>

§ 3. — Valeur des caractères employés
dans la distinction des espèces du genre « *Agropyrum* ».

Les caractères usuels indiqués en vue de la distinction des espèces se montrent souvent, dans le genre *Agropyrum*, d'une précision très insuffisante, et les diverses flores sont loin de se trouver d'accord sur leur compte. La nécessité d'une discussion de leurs valeurs respectives se fait donc sentir.

A. Beaucoup de ces caractères varient en fonction des conditions de croissance, par exemple :

1^o Espacement des épillets sur l'axe relativement à leur longueur ;

2^o Comparaison entre la longueur des épillets et celle des glumes ;

3^o Forme des épillets ;

4^o Nombre des nervures des glumes.

Tous ces caractères peuvent être excellents dans certains cas extrêmes, où ils sont très accusés ; mais beaucoup d'auteurs ont le tort de les utiliser pour fournir une série continue de divisions. Dans la grande majorité des cas, ces caractères ne sont pas nettement tranchés et, comme leurs différences deviennent de l'ordre de grandeur des variations dues à la station ou des états de maturation successifs d'un même chaume, il vaut mieux reconnaître qu'ils sont, alors, inutilisables.

L'étroitesse et la pauvreté en nervures des glumes, caractères excellents pour mettre à part les sous-genres *Eremopyrum* et *Rouxia*, sont d'un secours faible pour distinguer les autres groupes. La fragilité du rachis, nette chez *A. junceum*, est trop variable dans les autres cas pour constituer un bon caractère. L'orientation des épillets mûrs, qui permet une séparation si facile entre *A. cristatum* et *A. Rouxii*, ne conduit, pour les autres espèces, qu'à une terminologie vague, applicable tout aussi légitimement aux épillets d'un même pied.

B. Les caractères basés sur le développement des arêtes, sur la pilosité, sur l'état cespiteux ou stolonifère, sont au

contraire d'excellents caractères au point de vue de la constance ; mais ils ne correspondent pas nécessairement à des différences anatomiques importantes, et ils ne peuvent guère être utilisés que pour séparer des espèces affines, sauf dans le cas où la totalité d'un groupe porte un des caractères à l'exclusion de tout autre. Par exemple, *A. junceum* n'est jamais aristé, jamais cespiteux. Nous avons vu, d'autre part, que l'apparition de la pilosité est la manifestation visible d'une structure épidermique préexistant dans tout le groupe ; le caractère est, au point de vue qualitatif, de peu d'importance, bien qu'il puisse être très stable. L'étude détaillée montre que la différence est faible entre une glume velue d'*A. Savignonei* et une glume d'*A. campestre* apparemment glabre, mais porteuse de cellules exodermiques, tandis que la différence est considérable avec une glume d'*A. junceum*, effectivement privée de toute cellule exodermique.

C. Les distinctions basées sur des dispositions anatomiques se sont montrées très stables et très importantes, entraînant invariablement avec elles tout un faisceau d'autres caractères. Le travail de Duval-Jouve (1870-1875) est un exemple de la fécondité des méthodes de cette catégorie. Mais l'anatomie n'offre pas toujours des caractères assez variés pour établir de nombreuses distinctions spécifiques. Dans le genre *Agropyrum*, l'anatomie foliaire ne fournit le moyen d'obtenir une diagnose nette que dans quelques cas : distinction d'*A. junceum* et d'*A. glaucum* par exemple.

D. L'exposé précédent a montré l'importance des *caractères épidermiques*. Leur emploi peut être d'une grande utilité dans les distinctions d'espèces, à la condition de séparer nettement les diverses catégories de caractères auxquelles on fait appel. Nous avons vu que certains présentent le même degré de stabilité et de précision que les caractères d'anatomie interne, tout en offrant généralement l'avantage d'être beaucoup plus variés. Véritables traits d'« anatomie superficielle », les modes de *répartition des éléments* épidermiques se sont montrés des caractères d'un grand poids, c'est-à-dire capables d'entraîner avec eux des groupes de caractères de

tout ordre et de révéler des coupures importantes. Les caractères de *gradation épidermique*, au contraire, se répétant parallèlement dans les divers groupes, ne peuvent permettre que de distinguer entre elles des variétés d'une même espèce ou des espèces parentes.

RÉSUMÉ DE LA DEUXIÈME PARTIE

L'étude de la topographie épidermique du genre *Agropyrum* P. B. a mis en évidence deux catégories de caractères distincts :

- a.* Des caractères de répartition élémentaire ;
- b.* Des caractères de gradation.

Les caractères de la première catégorie permettent l'établissement de coupures importantes, comme le prouve leur superposition avec divers caractères anatomiques.

Les caractères de la seconde catégorie correspondent à des variations peu importantes, parfois très sensibles morphologiquement, mais ne modifiant pas le plan anatomique et épidermique.

Nous avons montré, par exemple, que les espèces *A. junceum* et *A. glaucum*, qui présentent à première vue une certaine similitude de port, sont séparées par de grandes différences, à la fois au point de vue de leur anatomie et au point de vue de la répartition élémentaire de leurs épidermes. Au contraire, *A. glaucum* et *A. campestre*, dont les feuilles ont un aspect bien différent, révèlent de grandes affinités anatomiques et ne se distinguent, au point de vue épidermique, que par des caractères de gradation.

Un groupement des espèces établi selon ces principes montre l'existence, dans le sous-genre *Euagropyrum*, de trois sections homogènes par leurs caractères épidermiques fondamentaux et leurs caractères anatomiques. Nous avons proposé, pour ces sections, les noms : *Intermedia*, *Repentia* et *Juncea*.

La section *Intermedia* est de beaucoup la plus riche en espèces et en variétés. Elle présente certaines affinités épidermiques avec le sous-genre *Eremopyrum*. L'étude de la tribu des Hordées va montrer qu'elle offre éga-

lement des affinités intéressantes avec divers genres voisins.

La section *Repentia* est analogue, par ses épidermes, au sous-genre *Goulardia*. La section *Juncea* est séparée, par de nombreux caractères épidermiques, de tous les autres *Agropyrum*.

TROISIÈME PARTIE

LES CARACTÈRES DE L'ÉPIDERME DANS LA FAMILLE DES GRAMINÉES

CHAPITRE VII

CARACTÈRES ÉPIDERMiques DE LA TRIBU DES HORDÉES

Chaque genre de la tribu des Hordées pourrait être analysé comme nous venons de le faire pour le genre *Agropyrum*. Nous nous attacherons surtout, dans ce chapitre, à dégager les caractères généraux de chacun d'entre eux. Nous mettrons en évidence les affinités existant entre ces genres et les reliant aux diverses sections d'*Agropyrum* précédemment établies.

Si nous mettons à part le genre *Nardus*, dont la position aberrante sera étudiée dans un autre chapitre, le matériel de formes cellulaires qui constitue les épidermes des Hordées est assez uniforme. La description des éléments reste, sauf variantes de détail, la même que celle qui a été fournie pour les genres *Agropyrum* et *Hordeum*. L'analyse des caractères épidermiques des genres reposera donc sur la *distribution* des éléments et utilisera des schémas conformes aux conventions des chapitres précédents. Nous choisirons, dans chaque genre, quelques espèces qui serviront d'exemples. Leurs caractères sont résumés dans les figures de la planche XV.

§ 1. — Sous-tribu des Triticées.

A l'intérieur de la tribu des Hordées, définie par ses inflorescences en épi, il est possible de distinguer un premier

groupe homogène, la sous-tribu des Triticées, caractérisée par la présence d'épillets à distique transversal, solitaires sur les dents de l'axe. Ascherson et Græbner considèrent ce groupe comme un genre unique : *Triticum*, comprenant les sous-genres : *Agriopyrum* et *Eutriticum*. Husnot, adoptant une solution opposée, divise les Triticées en sept genres : *Rouxia*, *Goulardia*, *Agropyrum*, *Secale*, *Haynaldia*, *Ægilops*, *Triticum*, y joignant en outre les genres *Brachypodium* et *Lolium*.

Des raisons de morphologie florale éloignent des Triticées les genres *Lolium* et *Brachypodium*. Nous avons vu, d'autre part, que le morcellement du genre *Agropyron* de Palisot de Beauvois en trois genres : *Rouxia*, *Goulardia*, *Agropyrum*, n'était pas indispensable, toutes ces formes présentant entre elles d'étroites affinités. Nous adopterons donc la division en genres telle qu'elle est mentionnée dans la flore de Rouy (1913, p. 299), mais en limitant la sous-tribu des Triticées aux genres : *Agropyrum* P. B., *Secale* L., *Haynaldia* Hack., Schur., *Ægilops* L., *Triticum* P. B., c'est-à-dire au groupe d'espèces constituant le genre *Triticum* d'Ascherson et Græbner (1902, p. 641).

a. « TRITICUM » P. B. — Le genre *Triticum* P. B. peut être séparé du genre *Agropyrum* par les caractères suivants (Blaringhem, 1914, p. 10) : glumes larges et ventrues, carénées ; caryopse libre, sans appendice, légèrement velu au sommet ; ovaire velu seulement dans la partie supérieure ; plante annuelle. Le dernier caractère ne permet pas de distinguer les Blés de la totalité des Chiendents, car toute une section du sous-genre *Eremopyrum* présente une végétation annuelle. Mais les *Eremopyrum* possèdent des glumes si différentes de celles des Blés que la distinction reste facile, même dans ce cas.

Divers auteurs fournissent des données sur la disposition des cellules épidermiques des Blés et les utilisent parfois dans les distinctions spécifiques : J. Percival (1921), K. Westemeier (1926), Christiansen Weniger (1927). Nous avons, de notre côté, étudié diverses espèces et variétés en exami-

nant non plus seulement des portions de limbes, mais la

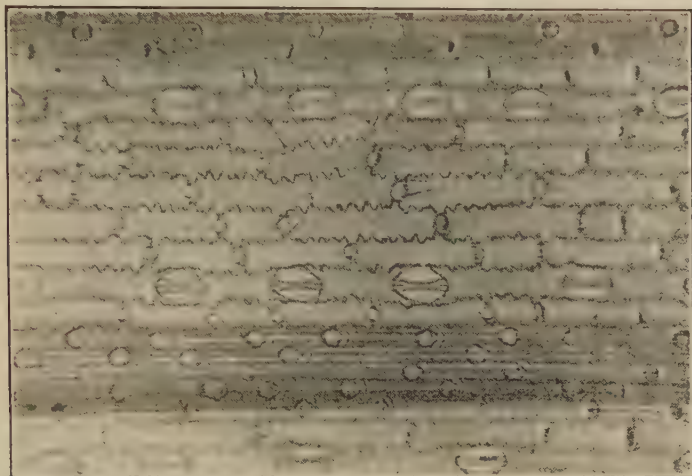


Fig. 60. — *Triticum vulgare*. Blé Aurore. Gaine de la feuille terminale, face externe, région moyenne. — Gross. $\times 120$.

distribution des épidermes sur l'ensemble de la plante. Le



Fig. 61. — *Triticum vulgare*. Blé Aurore. Limbe de la feuille terminale ; face interne.

total des données ainsi réunies est encore insuffisant pour

permettre une mise au point de la classification du genre *Triticum*, confuse en raison du mélange d'hybrides stables

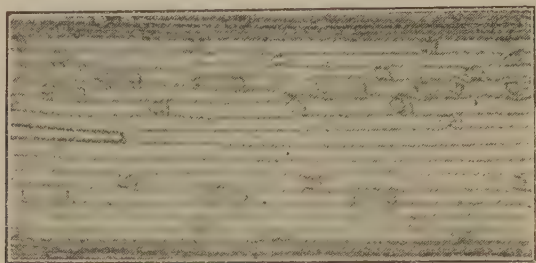


Fig. 62. — *Triticum polonicum*. Limbe de la feuille terminale ; face externe ; région moyenne.

et de bonnes espèces. Nous indiquerons seulement les dispositions que l'on peut considérer comme des caractères généraux du genre et les grandes lignes des différences que l'on peut relever entre les espèces.

La disposition des épidermes dans deux espèces très différentes : un Blé de Pologne (*T. polonicum* L.) et un Engrain (*T. monococcum* L.) laisse apparaître des caractères communs : l'aire des cellules à pointe courte P_0 est largement développée sur la face externe des glumelles et des glumes. Elle s'étend sur les nervures des entre-nœuds et des faces externes des gaines et des limbes sur les feuilles supérieures des chaumes (Pl. XV, fig. 2). Les faces internes des gaines portent des cellules exodermiques assez nombreuses dans leur partie supérieure. Ces caractères appartiennent à tous les Blés que nous avons étudiés jusqu'à présent : tant bonnes espèces : *Épeautre* (*T. spelta* L.), *Miracle* (*T. compositum*), Blés durs (*T. durum*), qu'hybrides fixés : Poulards (*T. turgidum*), *Aurore*, *Jacint wheat*, *Ladoga* (*T. vulgare*) (fig. 60 et 61).

Les différences entre les espèces et variétés portent principalement sur l'extension des plages différenciées sur les feuilles supérieures, c'est-à-dire sur la « gradation » des épidermes. Par exemple, chez *T. Polonicum* (fig. 62), l'épiderme externe des feuilles terminales montre de larges plages homogènes ol_2 dans les bandes entre nervures des limbes. Chez *T. monococcum*, au contraire, presque tout l'épiderme externe arrive à être différencié (fig. 63).

Dans l'ensemble, lorsqu'on compare deux variétés d'un même groupe, les Blés à croissance et à maturation rapides

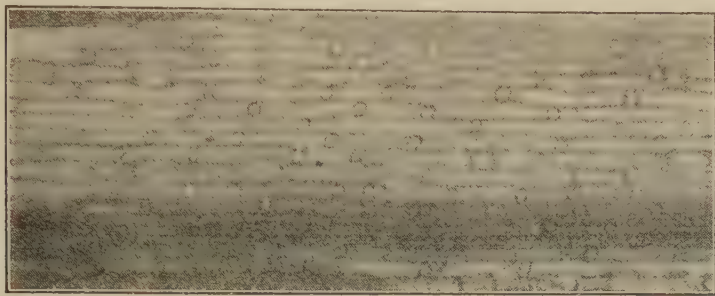


Fig. 63. — *Triticum monococcum*. Limbe de la feuille terminale ; face externe ; région moyenne.

possèdent une structure épidermique moins différenciée que les Blés à croissance lente. Ce sont des formes à caractère juvénile persistant. Leur « gradation » est faible, c'est-à-dire que les feuilles du sommet sont relativement peu différentes des feuilles de la base. L'étude de l'épiderme peut donc présenter un intérêt pratique, les deux catégories de variétés possédant des rendements et des aptitudes différents. En général, les formes juvéniles telles que *T. Polonicum* ont un

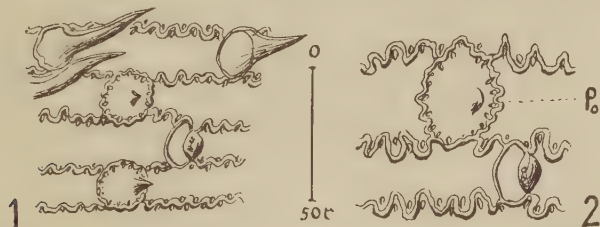


Fig. 64. — *Aegilops ovata*. Glumelle supérieure ; face externe ; forme des cellules P_0 , situées dans la région basale (1) et dans la région moyenne (2) de la glumelle.

rendement meilleur, mais une rusticité moins grande que les formes à épidermes très différenciés telles que *T. monococcum*.

b. « ÆGILOPS » L. — Le groupe des *Ægilops* est considéré par beaucoup d'auteurs, tels que Grenier et Godron (1885), Hackel (1887), Baillon (1894), comme une simple subdivision d'un grand genre *Triticum*, comprenant également les Blés cultivés. Cependant Linné, et après lui Boissier (1884),

Husnot (1896), Coste (1906), Rouy (1913), admettent l'existence d'un genre spécial : *Ægilops*, défini par ses glumes arrondies, non carénées et ses glumelles non comprimées. D'autres caractères, la caducité de l'épi, la présence fréquente de plusieurs arêtes sur les glumes et les glumelles, la forme de

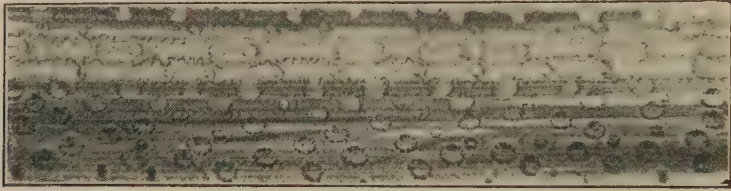


Fig. 65. — *Ægilops triuncialis*. Gaine de la feuille terminale. Face externe, région moyenne. Cellules P_0 . — Gross. $\times 120$.

l'ovaire large à stigmates écartés (Blaringhem, 1914) justifient la conservation du genre linnéen *Ægilops*.

Les espèces de ce genre présentent un grand polymorphisme

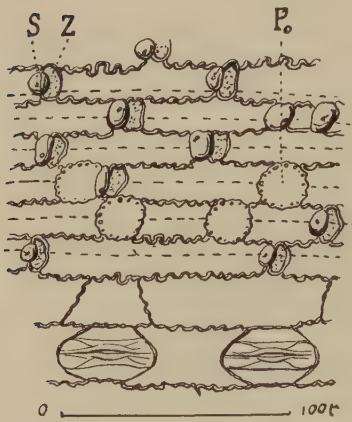


Fig. 66. — *Ægilops bicornis*. Gaine de la feuille terminale ; face externe.

(Eig, 1928) et doivent être réparties dans un grand nombre de sections et de sous-sections. Cependant, l'examen d'*Ægilops* appartenant à des sections très différentes : *Ae. ovata* L., *Æ. triuncialis* L., *Æ. bicornis* Forsk., *Æ. ventricosa* Tausch., nous a révélé une grande homogénéité dans les caractères de répartition. Chez tous, l'aire des cellules à pointe courte P_0 est bien développée sur les glumes, les glumelles, les nervures des entrenœuds et de la face externe des

feuilles (fig. 64, 65 et 66 ; Pl. XV, fig 3, et Pl. XVIII, fig. 4). Cette disposition est identique à celle qui existe chez les Blés et chez certains *Agropyrum*. L'épiderme de la face interne des gaines possède, comme chez le Blé, de nombreuses cellules exodermiques P_1 , mais présente une disposition particulière : l'association très fréquente d'un stomate et d'une cellule à crochet (fig. 67 et Pl. XVII, fig. 4).

Les hybrides de Blés et d'*Ægilops*, tels *Triticum turgidum* $\times$ *Ægilops ventricosa* (Blaringhem, 1926), présentent les caractères épidermiques communs à ces deux genres, avec un mélange des dispositions particulières des parents (Pl. XVIII, fig. 3).

c. «SECALE» L. — Les Seigles se distinguent facilement des Blés et des *Ægilops* par leurs glumes étroites, subulées, munies d'une seule carène, et par d'autres caractères d'observation plus délicate : l'ovaire allongé, à stigmates rapprochés, l'auto-stérilité des fleurs. L'épiderme fournit également des caractères d'une grande netteté. Sur les glumes et les glumelles, les aiguillons prennent

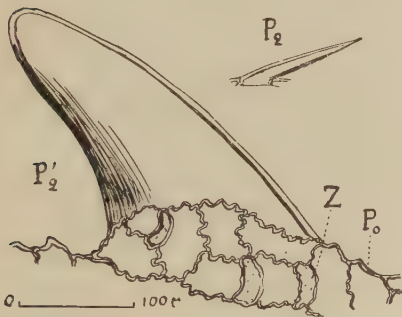


Fig. 68. — *Secale cereale*. Détails des éléments exodermiques des glumes et des glumelles, face externe. — P_2 , aiguillons en lancette; P_2' , aiguillon garni à sa base d'un revêtement de cellules épidermiques Z , P_0 , l_3 .

un grand développement (fig. 68). Les plus petits sont en forme de lancette; les plus grands, à extrémité arrondie et atteignant plus d'un millimètre de longueur sur la partie dorsale des carènes, sont souvent entourés à leur base par les cellules épidermiques voisines. Ces cellules, appartenant aux divers types: Z , P_0 , l_3 , s'élèvent sur la base de l'aiguillon, formant un fourreau qui se termine par un bord ondulé ou digité (fig. 68). Cette disposition est comparable à celle qui existe, à l'état beaucoup plus accentué, chez le genre *Tragus* (fig. 92).

À la base des glumes, les aiguillons font place à un bouquet de longs poils rigides. Les cellules à pointe courte sont, dans l'ensemble, beaucoup moins différenciées que chez les Blés et les *Ægilops*. Leurs contours sont sinueux et leurs parois

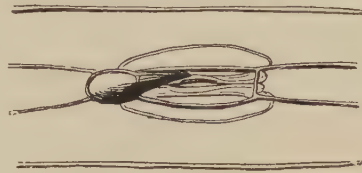


Fig. 67. — *Ægilops ovata*. Gaine de la feuille terminale. Face interne. Aspect des stomates jumelés à des cellules à crochet P_1 .

un grand développement (fig. 68). Les plus petits sont en forme de lancette; les plus grands, à extrémité arrondie et atteignant plus d'un millimètre de longueur sur la partie dorsale des carènes, sont souvent entourés à leur base par les cellules épidermiques voisines. Ces cellules, appartenant aux divers types: Z , P_0 , l_3 , s'élèvent sur la base de l'aiguillon, formant un fourreau qui se termine par un

minces. Elles passent par transition aux cellules digitées, qui s'élèvent sur la base des grands aiguillons. Elles font défaut presque totalement sur les nervures des feuilles et des entre-nœuds. Les hybrides de Blés et de Seigles, par exemple *Triticum turgidum* $\times$ *Secale cereale* (Blaringhem, 1924), présentent des caractères intermédiaires, possédant en particulier des cellules à pointe courte dispersées sur les nervures des gaines supérieures.

d. « HAYNALDA » Schur., Rouy ou *Haynaldia* Hackel, est placé par Grenier et Godron dans le genre *Triticum*; par Benthham et Hooker (1863) et Boissier (1884) dans le genre *Agropyrum*. Linné en faisait un Seigle et appelait son espèce européenne : *Secale villosum*. En réalité, ses caractères sont assez nets pour justifier la création d'un genre spécial : ses glumes sont pourvues de deux carènes séparées par un sillon et convergentes au sommet pour former une arête unique ; elles sont donc très différentes de celles des Seigles, des Blés, des *Ægilops* et des Chiendents (1).

Au point de vue épidermique également, *Haynaldia* possède des caractères spéciaux (fig. 69). Ce n'est pas seulement à la base des glumes comme chez le Seigle que les aiguillons se transforment en longs poils raides ; la transformation se fait par bouquets espacés de 2 à 3 millimètres, tout le long des carènes, surtout sur la carène dorsale. Dans l'espace creux entre les carènes, l'épiderme silico-subéreux porte de nombreuses cellules à pointe courte, souvent de grandes dimensions : 30 à 40 millièmes de millimètre de diamètre. A l'extérieur des carènes s'étendent deux larges bords membraneux revêtus d'un épiderme engrené à crochets : P_1l_3b . Sur la glumelle inférieure, la transformation en poils des cellules exodermiques des carènes se produit surtout au sommet, en dessous de la naissance de l'arête. Par l'ensemble de

(1) L'*Index de Kew* (Hooker et Jackson 1895) n'admet pas la dénomination *Haynaldia*, qui fait double emploi avec celle d'un genre de Campanulacée. Mais comme nous ne pouvons admettre le nom : *Agropyrum villosum*, proposé par ce même Index, nous employons provisoirement le nom *Haynaldia* en attendant l'adoption d'un nouveau terme conforme aux règles de nomenclature.

ces caractères, le genre *Haynaldia* se distingue donc nettement des Seigles.



Fig. 69. — *Haynaldia villosa*, Glume. — Gross. $\times 8$.

§ 2. — Sous-tribu des Hordéinées.

Dans la tribu des Hordées, les deux genres voisins : *Hordeum* et *Elymus* forment un groupe naturel nettement distinct du groupe des Triticées. Leur principal caractère : les épillets géminés ou ternés sur les dents du rachis, est suffisamment frappant pour que tous les auteurs soient forcés de leur réserver une division spéciale. Les avis sont très partagés, par contre, quant à l'importance de cette division. Rouy va jusqu'à lui attribuer la valeur d'un sous-ordre, c'est-à-dire d'une des six divisions qu'il établit dans l'« ordre » des Graminées. Ascherson et Græbner, au contraire, en font

un seul genre : *Hordeum*. Écartant ces deux solutions extrêmes, nous considérons, ainsi que le font Husnot et Hackel, le groupe des Orges comme une sous-tribu dans la grande tribu des Hordées. Nous adopterons, pour le groupement : *Hordeum*, *Elymus*, *Asprella*, le nom d'Hordéinées de Rouy, de préférence au nom d'*Elymæ* Hackel, l'Orge en étant, de beaucoup, le type le plus connu et le plus répandu.

a. « HORDEUM » L. — Les Orges se distinguent des *Elymus* par leurs épillets généralement uniflores et leurs glumes atténuées en arêtes.

Le genre *Hordeum*, plus complexe au point de vue morphologique et biologique que le genre *Triticum*, comprend des sous-genres très différents : l'un, possédant de gros caryopses, réunit les Orges cultivées (sous-genre *sativa* Husnot = *crithe* Rouy, Döll.) ; l'autre, à caryopses petits et étroits, comprend les Orges sauvages du groupe de l'*Hordeum murinum* L. (sous-genre *murina* Husn. = *Hordeastrum* Rouy). On peut y ajouter un groupe à position intermédiaire entre les Orges et les *Elymus*, placé par Linné dans les *Elymus* (*E. europæus* L. et *E. caput medusæ* L.), et considéré par Rouy comme un sous-genre *Hordelymus* Jessen, du genre *Hordeum*.

Les caractères épidermiques généraux des Orges cultivées ont été indiqués dans la première partie de ce travail, dans la description de l'Orge *Prinzess* (*H. distichum* L.). Les autres espèces : les Orges à quatre rangs (*H. vulgare* L. ou *tetrastichum*), *H. Zeocriton* et les Orges à six rangs (*H. hexastichum* L.) présentent, dans l'ensemble, les mêmes caractères.

Glumes très différenciées sur les deux faces, avec de nombreuses cellules exodermiques devenant des aiguillons sur les nervures et les arêtes, des cellules à pointe courte sur les bandes entre nervures, des poils à la base de la glume.

Glumelles peu différenciées à la face interne, qui est recouverte d'un épiderme homogène ol_2 , avec quelques cellules à crochet P_1 , suivant le tracé des nervures ; fortement différenciées à la face externe, qui est garnie d'un épiderme silico-

subéreux à nombreuses cellules exodermiques sur les nervures et sur les arêtes.

Face externe des feuilles comprenant, sur la gaine, un épiderme silico-subéreux sans cellules à pointe courte ; sur le limbe, des épidermes à disposition carénale, aiguillons P_2 sur les nervures, crochets dans les plages à stomates, cellules homogènes ol_2 dans l'axe des bandes entre nervures. La zone silico-subéreuse de la gaine empiète plus ou moins sur le limbe, selon les espèces et variétés, comme cela a lieu chez les Blés. A la face interne, la gaine possède un épiderme à cellules homogènes ol_2 , avec d'assez nombreuses cellules à crochet P_1 dispersées dans les plages à stomates. La face interne du limbe est revêtue d'un épiderme carénal, qui devient très différencié et silicifié à la base, au-dessus de la ligule.

Le sous-genre *Murina* Husn. = *Hordeastrum* Rouy comprend de nombreuses espèces sauvages : *H. murinum* L., *H. maritimum* With., *H. secalinum* Schreb., *H. bulbosum* L. Toutes possèdent en commun certains caractères épidermiques qui permettent de les distinguer des Orges du premier groupe :

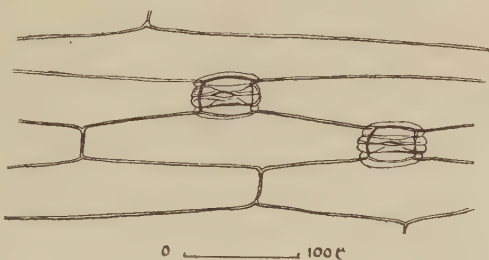


Fig. 70. — *Hordeum murinum*. Gaine de la feuille terminale ; face interne.

La face interne des gaines foliaires, dépourvue des cellules exodermiques qui existaient chez les Orges cultivées, est constituée en entier par un épiderme homogène à cellules longues ol_2 (fig. 70).

Les glumes sont également moins différenciées à leur face interne, qui porte, dans les bandes entre nervures, des plages d'épiderme homogène ol_2 et ol_3 (fig. 71).

Les glumelles se distinguent de celles des autres Orges par l'extension plus grande de l'aire des cellules à pointe courte P_c (comparer la figure 4 de la planche XV aux figures de la planche VI).

Dans l'ensemble, la différenciation des épidermes à la face externe des feuilles est assez faible dans le sous-genre *murina*; la gaine est silico-subéreuse, mais le limbe est toujours carénal. Toutes ces plantes ont donc des caractères juvéniles. Elles présentent, dans leur polymorphisme, un

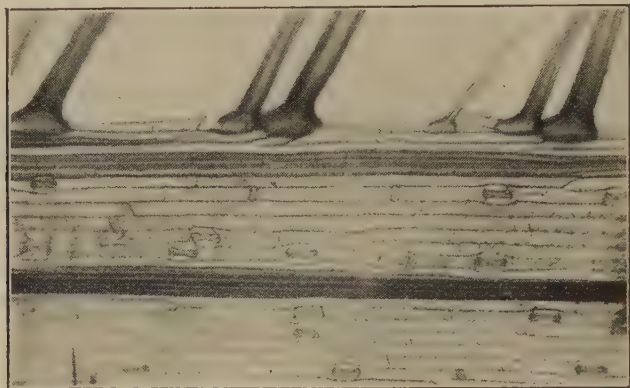


Fig. 71. — *Hordeum murinum*. Glume ; face interne.

parallélisme frappant avec les espèces du sous-genre *Eremopyrum*, la similitude des caractères de gradation épidermique allant de pair avec la similitude de la morphologie et du port : forme des épis, des glumes, orientation des épillets, forme des feuilles et des touffes, renflement des gaines foliaires.

b. « ELYMUS » L. — Certains *Elymus* : *E. arenarius* L., *E. junceus* Fischer, ressemblent par leur port et leur biologie à des *Agropyrum* tels que *A. junceum* L. La ressemblance est confirmée par l'examen des épidermes. Chez *E. junceus*, les feuilles du sommet sont recouvertes à leur face externe par un épiderme subéreux uniforme, sans cellules exodermiques (fig. 72). Il serait imprudent de baser sur cette similitude l'affirmation d'une parenté entre les deux formes. Mais le fait très intéressant qui subsiste est qu'à l'intérieur de deux groupes systématiques établis sur des caractères anatomiques et morphologiques bien distincts, tels que les Triticées et les Hordéinées, existent des formes parallèles, d'une part au point de vue du port et de la biologie, d'autre part au point de vue

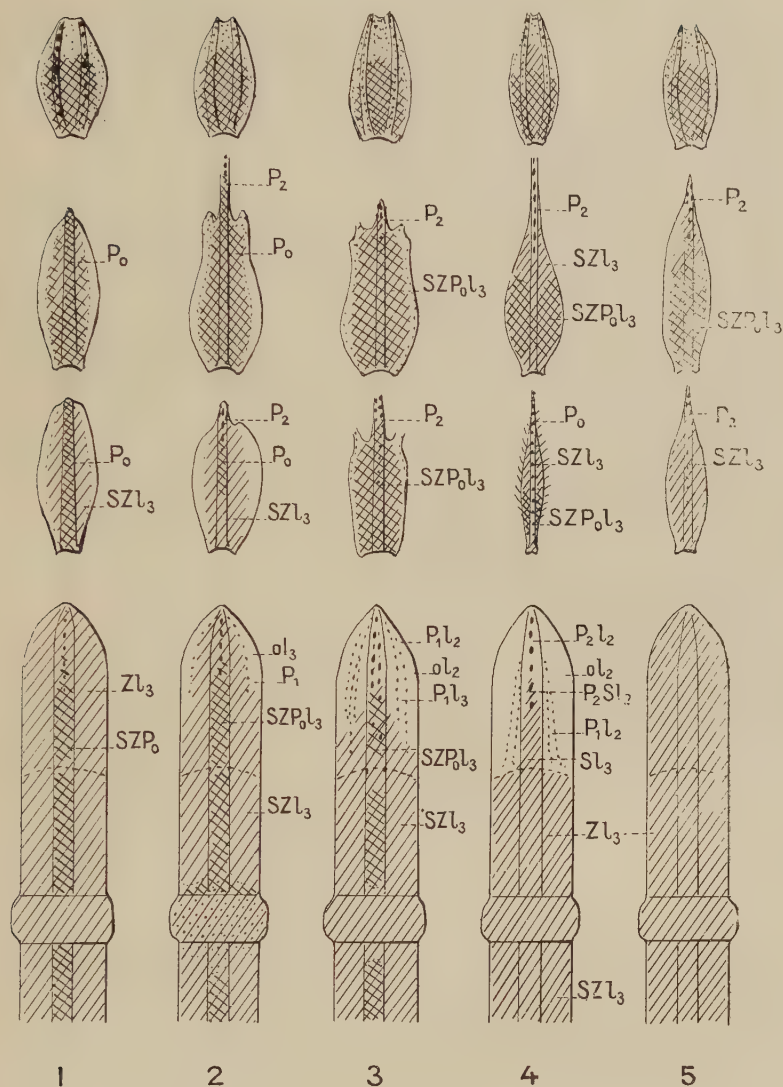


PLANCHE XV

Comparaison de diverses espèces appartenant à la tribu des Hordées.

- Fig. 1. — *Agropyrum glaucum*.
 Fig. 2. — *Triticum monococcum*.
 Fig. 3. — *Aegilops triunciale*.
 Fig. 4. — *Hordeum murinum*.
 Fig. 5. — *Elymus junceus*.

Pour chaque espèce, les pièces représentées sont, de haut en bas : la glumelle supérieure, la glumelle inférieure, une glume, la feuille terminale. La face externe de chaque appendice est seule figurée.

de certains caractères de l'épiderme. Ce fait peut être rapproché des observations anatomiques de Duval-Jouve (1865) sur les variations parallèles des espèces congénères.

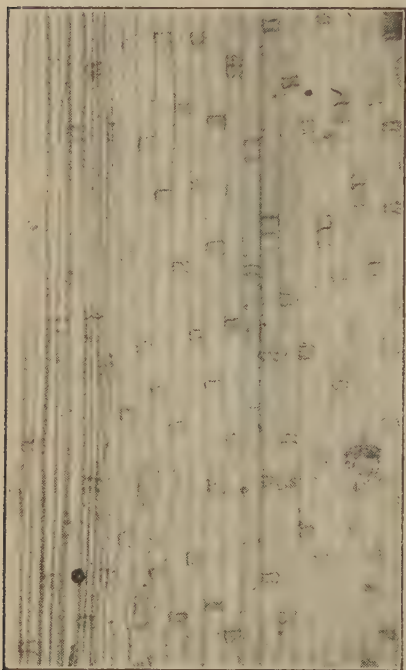


Fig. 72. — *Elymus junceus*. Limbe de la feuille terminale ; face externe. Fibres vues par transparence.

§ 3. — Genres rattachés à la tribu des Hordées.

Nous examinerons séparément quelques genres rangés par la plupart des auteurs dans la tribu des Hordées, mais ne se rattachant à aucun des deux grands groupes : Triticées et Hordéinées.

a. « *LOLIUM* » L. — Les Ivraies sont réunies par Rouy (1913, p. 299) aux Triticées et aux *Nardurus* en une tribu de *Lolieæ* sans autre séparation. Hackel (1887, p. 77) marque au contraire les profondes différences qui les éloignent

du groupe des Blés en considérant dans la tribu des Hordées une sous-tribu des *Lolieæ* comprenant, outre les *Lolium*, quelques genres moins connus : *Kralikia*, *Oropetium*, *Jouvea* et le genre *Monerma* P. B., étroitement parent des *Lepturus*.

Dans tous ces genres, le plan de symétrie des épillets est confondu avec celui de l'épi, ce qui amène, dans la plupart des cas, l'avortement de la glume située du côté de l'axe. La glume unique, très fortement différenciée sur les deux faces, possède, tant du côté externe que du côté interne, un épiderme uniformément silico-subéreux, très pauvre en cellules exodermiques (*L. perenne* L., *L. temulentum* L.). Les glumelles, au contraire, sont peu différenciées sur la face interne, surtout la glumelle supérieure, étroitement appliquée contre

le grain. L'épiderme interne des gaines foliaires est formé de cellules homogènes ol_2 . L'épiderme externe des feuilles est assez peu différencié chez *L. temulentum*, espèce annuelle à caractère juvénile, les bandes entre nervures étant occupées surtout par un épiderme homogène ol_3 et ol_2 .

b. « LEPTURUS » Braun. — Le genre *Lepturus* s'éloigne des Ivraies par la disposition de ses épillets, qui sont transversaux, comme chez les Triticées. Son port très particulier, ses épillets uniflores cachés dans des excavations du rachis permettent cependant de le distinguer des Triticées, ainsi que divers caractères épidermiques :

Chez *Lepturus incurvatus* Trin., les glumes, coriaces et exactement ajustées de façon à fermer l'excavation du rachis, sont recouvertes à leur face externe d'un épiderme uniforme très différencié et dépourvu, sauf sur les bords, d'éléments exodermiques (fig. 73). A leur face interne, les glumes portent, au sommet, des cellules à crochet P_1 , à la base, des cellules siliceuses arrondies d'un type particulier, intercalées au milieu des cellules longues à parois très fortement ondulées.

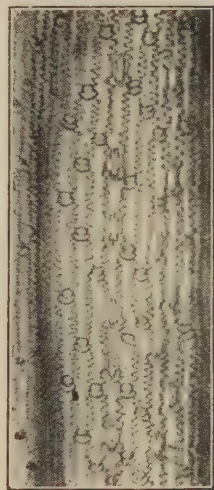


Fig. 73. — *Lepturus incurvatus*. Détail de l'épiderme des glumes; face externe.

Les glumelles, membraneuses, ont une structure épidermique très simple, qui les éloigne de tous les genres de Hordées examinés jusqu'à présent : elles possèdent, sur les deux faces, un épiderme homogène formé de cellules longues ol_3 et ol_2 , d'une structure analogue à celle des bords membraneux des gaines, sans éléments différenciés sur les nervures. Au sommet des glumelles seulement existent quelques cellules exodermiques P_1 .

Chez *Lepturus*, par conséquent, la différenciation épidermique des bractées florales ne continue pas la « gradation » des pièces inférieures ; elle marque un affaiblissement, contrairement à ce qui a lieu chez toutes les autres Hordées.

Les feuilles sont très fortement différenciées sur toute leur face externe garnie d'un épiderme silico-exodermique à épaisse cuticule. Malgré les caractères particuliers de ses glumelles et la disposition de ses épillets, le genre *Lepturus* est souvent rapproché du groupe de Loliées par suite de sa ressemblance avec *Monerma subulata* P. B. (*Rottboellia cylindrica* Willd)

et avec *Lolium subulatum* Vis. Il est impossible d'affirmer l'existence d'une parenté étroite entre ces formes, car les caractères qui les réunissent, tant épidermiques que morphologiques, sont des caractères d'adaptation qui peuvent apparaître, comme nous l'avons vu, dans des groupes très divers. Au contraire, leurs caractères floraux et la constitution épidermique de leurs glumelles, par exemple, tendent à les isoler nettement les unes des autres.

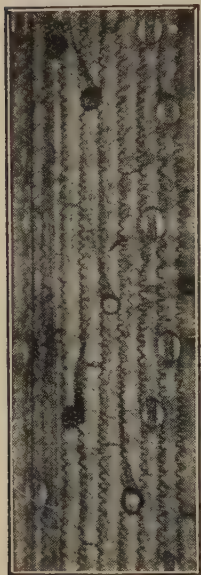


Fig. 74. — *Nardurus Lachenali*.
Gaine de la feuille terminale; face externe; région moyenne. —
Gross. $\times 120$.

c. « NARDURUS » Reichbg. — Le genre *Nardurus*, par ses épillets brièvement pédonculés, forme la transition entre les Hordées et les Festucées, comme le genre *Brachypodium*, auquel l'unissaient Roemer et Schultes. Malgré sa constitution très simple, il est plus proche des Triticées que ne le sont les *Lepturus*.

Les glumelles, au lieu d'être membraneuses comme dans *Lepturus*, possèdent des épidermes bien différenciés, semblables à ceux des glumelles de Triticées, épidermes silico-subéreux avec de nombreuses cellules à pointe courte. Les glumes, très inégales, possèdent des caractères analogues, et les cellules exodermiques s'étendent même sur les nervures des entre-nœuds supérieurs.

Les feuilles montrent une beaucoup plus grande simplicité. Dans les feuilles supérieures elles-mêmes, la zone à épiderme silico-subéreux uniforme n'arrive pas à recouvrir le sommet de la gaine. Celui-ci montre, comme le limbe, une alternance de bandes homogènes à parois ondulées ol_3 et de bandes

à cellules siliceuses superposées aux nervures (fig. 74). A la partie supérieure du limbe, les bandes différenciées des nervures garnies d'aiguillons deviennent très étroites et les bandes homogènes très larges (fig. 75). Le genre *Nardurus* peut donc être considéré comme une forme appauvrie,

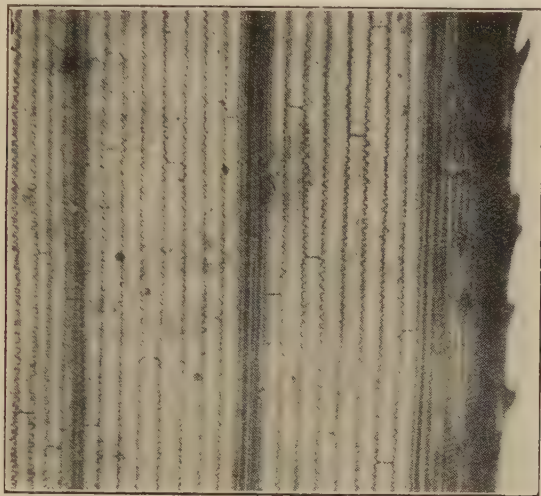


Fig. 75. — *Nardurus Lachenali*. Limbe de la feuille terminale, face externe ; bord ; région moyenne. — Gross. $\times 120$.

à caractères infantiles, apparentée aux Triticées, ce qui justifierait dans une certaine mesure l'ancienne appellation *Agropyrum unilaterale* de Palisot de Beauvois (1812, p. 102).

§ 4. — Comparaison des caractères épidermiques des divers genres de Hordées.

La tribu des Hordées comprend trois grands groupes distincts par leur morphologie florale : le groupe des Blés, le groupe des Orges, le groupe des Ivraies.

1^o Dans le groupe des Blés, nous avons remarqué une parenté étroite dans la disposition des éléments épidermiques entre les genres *Triticum* et *Ægilops*. L'ensemble de ces deux genres est aussi homogène au point de vue de ses caractères épidermiques qu'une simple section du genre *Agropyrum* P. B.

Nous conserverons cependant à ces deux groupements l'importance de genres, car ils correspondent à un type de variations bien défini et à des formes aisément reconnaissables. Leur distinction, facile, ne peut qu'augmenter la clarté d'une classification, et l'exactitude n'en souffre pas si l'on conserve présentes à l'esprit la « compréhension » du groupe, l'importance et l'étendue des variations qu'il recouvre.

2° Le groupe *Triticum-Ægilops* présente des affinités étroites de caractères épidermiques avec deux subdivisions du genre *Agropyrum* : d'une part, le sous-genre *Eremopyrum* ; d'autre part, le groupe d'espèces que nous avons appelé la section *Intermedia*. Toutes ces plantes sont caractérisées par l'abondance des cellules à pointe courte P_0 sur les nervures des entre-nœuds et de la face externe des gaines et des limbes des feuilles supérieures. Ces caractères de répartition d'éléments différenciés présentent une grande stabilité et sont susceptibles de manifester des parentés profondes.

Certains caractères : *a.* la présence de cellules exodermiques P_1 , souvent couplées avec des stomates sur la face interne des gaines ; *b.* la forme et le revêtement épidermique des glumes ; *c.* la forme et le revêtement épidermique du sommet de la glumelle supérieure, dépourvue des longues pointes qui existent chez les *Eremopyrum* (fig. 55 et 56), nous conduisent à rapprocher le groupe *Triticum-Ægilops* de la section *Intermedia*, beaucoup plus étroitement que du sous-genre *Eremopyrum*. Les Blés et les *Ægilops* occuperaient, vis-à-vis de la section *Intermedia*, la position qu'occupent les *Eremopyrum* annuels vis-à-vis des *Eremopyrum* vivaces.

3° A l'intérieur de chaque sous-tribu : Triticées, Hordéinées, Loliées, et souvent à l'intérieur de chaque genre, nous avons relevé de grandes variations dans la gradation des épidermes, depuis des formes très différenciées : *Agropyrum junceum*, *Elymus arenarius*, *Monerma cylindrica*, jusqu'à des formes annuelles à caractère juvénile persistant : *Triticum polonicum*, *Agropyrum orientale*, *Hordeum distichum*, *Lolium temulentum*,

et, à la limite, jusqu'à des formes fructifiant à l'état infantile, telles que *Nardurus tenellus*. Toutes ces variations sont liées à la biologie des plantes, à la rapidité de leur croissance et de la maturation de leurs tissus.

On trouve des caractères semblables de gradation chez des espèces très éloignées les unes des autres ; inversement, on en trouve de différents chez des espèces étroitement parentes par leur anatomie et leur morphologie. De tels caractères doivent donc être considérés comme des caractères de convergence.

4° Par la diversité des caractères épidermiques de ses espèces, le genre *Hordeum* se montre plus complexe que le genre *Triticum* L. Sa complexité se rapproche de celle du genre *Agropyrum*, sans l'atteindre tout à fait. Il est nécessaire de réunir les genres *Hordeum* et *Elymus* pour constituer un groupe aussi riche et aussi varié que le genre *Agropyrum*, tant au point de vue des caractères de répartition des éléments qu'au point de vue des caractères de gradation.

5° Le genre *Lepturus* occupe, parmi les Hordées, une position aberrante, en raison de la faible différenciation des épidermes de ses glumelles. Au contraire, le genre *Nardurus* est, par ses épidermes, semblable aux Hordées ; il représente seulement une forme simplifiée, fructifiant à un état infantile et possédant des épidermes foliaires très simples.

Dans l'analyse précédente de la tribu des Hordées, nous avons invoqué presque uniquement des caractères de *distribution* des éléments épidermiques. Les caractères tirés de la *structure* des éléments ne jouaient presque aucun rôle, en raison de leur uniformité dans les différents genres de la tribu (à l'exception du genre *Nardus*, qui a été réservé). Ces caractères seront mis, au contraire, au premier plan dans le travail de comparaison des diverses tribus de Graminées entre elles.

CHAPITRE VIII

CARACTÈRES ÉPIDERMIQUES DES DIVERSES TRIBUS DE GRAMINÉES

Chaque tribu de Graminées et, dans chaque tribu, chaque genre seraient susceptibles d'être analysés comme nous l'avons fait pour la tribu des Hordées et pour le genre *Agropyrum*. Nous abrègerons la très longue énumération qui en résulterait, choisissant seulement quelques exemples typiques qui permettront de dégager les principes généraux de notre méthode d'étude.

Dans tous les cas étudiés, le travail consiste :

1° A reconnaître les catégories de cellules qui servent à édifier l'épiderme de chaque espèce et à mettre en évidence les particularités de structure et de forme de ces cellules ;

2° A étudier le mode de distribution des types d'épidermes sur les divers organes de la plante ;

3° A comparer les dessins de détails élémentaires et les schémas de distribution, afin de dégager les caractères spécifiques et les caractères génériques.

Ce travail est le même dans l'étude de toutes les tribus, mais, en raison de la vue condensée que nous devons en fournir, nous serons conduits, dans ces deux derniers chapitres, à insister surtout sur les caractères de *structure* des éléments épidermiques, qui sont des caractères fondamentaux. Nous mettrons au second plan les caractères de *distribution* de ces éléments, qui sont en général des caractères d'espèces ou de variétés.

Nous donnerons donc une place moins grande aux *schémas topographiques* et une place plus grande aux représentations de *détail* de portions d'épiderme. Ce changement de mode d'exposition ne représente pas un changement de méthode,

mais un changement d'échelle dans la vue que nous devons donner des groupes systématiques étudiés.

§ 1. — Classification des Graminées.

Bentham et Hooker (1882), reprenant des divisions établies par R. Brown en 1814, distinguent dans les Graminées deux grands groupes : *Panicacées*, à épillets articulés au-dessous des glumes et portant à leur base des fleurs stériles, et *Poacées*, à épillets articulés au-dessus des glumes et portant des fleurs stériles à leur sommet. Le premier groupe, comprend les six tribus : Oryzées, Maydées, Andropogonées, Zoysiées, Tristéginiées ; le second, les sept tribus : Phalaridées, Agrostidées, Chloridées, Festucées, Avénées, Hordées, Bambusées. Cette classification est admise par Hackel (1887, p. 16), Ascherson et Græbner (1902) et la plupart des auteurs, en remplaçant toutefois les noms des Panicacées et Poacées par ceux de Panicoïdées et de Pœoïdées, conformes aux conventions de nomenclature pour les sous-tribus (Briquet, 1930).

L'apport de nouvelles données étrangères à la morphologie florale a confirmé l'intérêt de ce mode de groupement. Les travaux de Duval-Jouve (1870-1875), de Guntz (1886), de Grob (1896), de Van Tieghem (1897), de Pee Laby (1898), ont démontré la possibilité de trouver, à côté des caractères floraux, des caractères anatomiques, embryologiques et épidermiques d'une égale constance et d'une égale netteté.

Les résultats obtenus par ces auteurs mettent en évidence des groupes naturels qui se superposent dans l'ensemble aux sous-familles des Panicoïdées et des Pœoïdées. Ils font ressortir, toutefois, quelques exceptions que nous étudierons en détail dans un autre chapitre.

Parmi les auteurs qui ont effectué une étude d'ensemble des épidermes des Graminées, nous citerons en particulier J. Duval-Jouve (1875), A. Grob (1896) et E. Pee Laby (1898).

J. Duval-Jouve a rarement utilisé ses excellentes observations anatomiques pour obtenir un groupement des genres et des espèces. Son but principal semblait être de souligner les dissemblances plutôt que les affinités, de faire ressortir

la stabilité des différences, petites ou grandes, séparant les types, et le caractère superficiel des analogies morphologiques habituellement admises. Une des rares tentatives de groupement effectuées par cet auteur utilise la distribution des bandes de cellules bulliformes sur les feuilles. Le tableau de leur répartition selon les espèces (1875, p. 318) laisse apparaître quelques groupes naturels : les Panicoidées presque seules peuvent posséder du tissu bulliforme aux deux faces de la feuille, ou au-dessus des faisceaux tertiaires. Mais, d'autre part, certains genres possèdent des espèces dispersées entre plusieurs groupes, et ceci justifie l'opinion de Duval-Jouve, qui regarde ces caractères comme superficiels et liés au mode de vie de la plante.

E. Pée Laby, utilisant les données de Duval-Jouve, relève également la répartition des cellules bulliformes, qu'il appelle à tort cellules motrices. Cet auteur invoque à la fois des données anatomiques et des données épidermiques pour établir un classement dans les Graminées. Mais son étude de l'épiderme est très imparfaite et se trouve limitée à une petite partie du limbe d'une seule feuille. La classification qu'il propose est, par suite, peu homogène. Alors que son groupe 5 (p. 295) est établi sur de solides bases anatomiques et correspond à l'ensemble des Panicoidées, les groupes 1, 2 et 3 ne correspondent qu'à des variations peu profondes au point de vue anatomique et, au point de vue épidermique, à de simples différences de gradation. Certains genres : *Festuca*, *Brachypodium*, se trouvent ainsi écartelés entre plusieurs groupes.

Dans ces deux cas, le caractère employé n'était pas assez précis pour exprimer de réelles affinités spécifiques. La notion de cellules bulliformes est une notion quantitative, comme l'a démontré M. Molliard (1904, p. 77). Telle bande de cellules devient bulliforme dans certaines conditions qui, dans d'autres, gardera les dimensions des cellules voisines ; son seul caractère permanent est de comprendre uniquement des cellules longues à parois minces, c'est-à-dire le type d'épiderme homogène que nous avons désigné par ol_2 . Seule une étude qualitative peut faire abstraction de variations de cette catégorie et révéler des affinités profondes.

A. Grob, dont nous avons cité les travaux à propos de la description des éléments de l'épiderme, a fait l'inventaire de chaque type de cellules dans les principaux genres de Graminées (1896-1897). Résumant les observations de nombreux auteurs et les complétant par des observations personnelles, il énumère les genres et les espèces qui possèdent des poils bicellulaires (*winkelhaaren*), des cellules à papilles, des poils à coussinet (*polsterhaaren*), des cellules siliceuses de chaque catégorie : les cellules siliceuses en forme de croix ou d'haltère se trouvent chez les Maydées, les Andropogonées, les Panicées, les Zoysiées, les Tristeginées principalement ; les cellules en forme de selle (*Sattelzellen*) chez les Bambusées et les Chloridées ; les cellules arrondies ou allongées en bâtonnets, chez les Hordées, les Festucées, les Avenées, les Agrostidées, les Phalaridées. Les Oryzées possèdent, pour la plupart, des cellules siliceuses de forme particulière (*Reiszellen*). Le groupement des tribus qui ressort de cette énumération correspond, dans l'ensemble, à celui qu'admettent Bentham et Hooker, sauf quelques exceptions que nous examinerons dans le chapitre suivant. L'étude des poils bicellulaires, des papilles et des poils à coussinet fournit à A. Grob des résultats analogues. Il croit pouvoir établir une liaison entre la présence de ces éléments et la vie dans les régions tropicales. En réalité, ces caractères ont une tout autre valeur ; ils sont liés à l'ensemble de l'anatomie de la plante et, s'ils paraissent répartis en fonction du climat, c'est en raison de la distribution géographique générale des groupes naturels où ils peuvent se former.

A. Grob a essayé de pousser plus loin l'analyse systématique en invoquant les modes de groupement des cellules épidermiques sur les bandes des limbes foliaires. Les résultats qu'il a obtenus dans cette voie sont beaucoup moins nets et moins importants en raison de sa conception purement géométrique des distinctions et des rapports cellulaires. Les parentés et les homologues des éléments sont ainsi masquées par des variations de leurs dimensions. Grob distingue trois types de disposition : I, files toutes formées de cellules longues et courtes alternées ; II, files alternées associées à des files

uniformément constituées de cellules longues ; III, files toutes formées uniformément, les unes de cellules courtes, les autres de cellules longues. Cette distinction néglige un facteur essentiel : la nature des éléments cellulaires. D'autre part, elle ne tient pas compte du fait que *le long d'un même organe*, le long d'une même nervure ou d'une même bande, on peut passer de l'une à l'autre disposition. Il est donc impossible d'en faire un caractère spécifique. Une file homogène prolonge souvent une file alternée et s'en distingue seulement par la disparition des éléments courts. Une file formée de couples silico-subéreux et de cellules longues peut se réduire, à un niveau différent, à une suite ininterrompue de cellules subéreuses et de cellules siliceuses. La distinction n'aurait donc de valeur qu'à la condition d'être précisée par un schéma topographique ; encore n'exprimerait-elle que des différences peu importantes, de l'ordre de celles que l'on observe à l'intérieur d'un même genre.

Toute tentative d'emploi des caractères épidermiques restera vaine et privée de portée générale si la signification et le mode de variation de chaque caractère ne sont pas dégagés avec une précision suffisante, si l'étude ne porte pas à la fois sur toute l'étendue des organes de la plante.

Nous avons vu comment on pouvait concevoir une étude à la fois qualitative et topographique des épidermes dans le cadre d'un genre et d'une tribu. Nous allons transporter les mêmes méthodes dans l'ensemble de la famille des Graminées, faisant appel à des caractères d'ordre différent, appropriés à la distinction des tribus entre elles.

Nous ne prétendons pas fournir, sur des exemples en nombre limité, une diagnose épidermique collective et absolue de toute une tribu, de toute une sous-famille. Toute tentative dans ce sens se heurte à une impossibilité ou tombe dans l'erreur.

Nous voulons simplement, dans les paragraphes qui vont suivre, donner une idée de la structure épidermique de la *majorité* des genres de chaque tribu ou de chaque sous-famille, sans prétendre aucunement généraliser les données acquises à tous les représentants du groupe.

Cette méthode d'exposition laisse en dehors de la discussion un certain nombre de genres et de tribus, qui s'éloignent du reste de leur groupement par un plus ou moins grand nombre de caractères épidermiques. Nous consacrerons le chapitre IX à l'examen de ces cas exceptionnels, en relevant spécialement ceux qui se singularisent non pas par un caractère isolé, mais par un *groupe* de caractères épidermiques.

Écartons momentanément toutes les tribus dont la position a été discutée. Nous voyons subsister deux grands ensembles parfaitement cohérents : d'une part, le groupe fondamental des Pœoïdées : *Festucées*, *Hordées*, *Avénées*, *Agrostidées* ; d'autre part, le groupe fondamental des Panicoïdées : *Panicées*, *Zoysiées*, *Andropogonées*, *Maydées*, *Oryzées*. Chacun de ces groupes est défini par un ensemble de caractères de la fleur, du grain et de l'anatomie foliaire. Nous allons exposer sur quelques exemples leurs principaux caractères épidermiques, réservant pour le chapitre suivant les Chloridées, les Bambusées et les genres aberrants des tribus précédentes.

§ 2. — Caractères épidermiques des Pœoïdées.

a. — AVÉNÉES.

Considérons les feuilles terminales de deux Avoines (1) : *Avena sempervirens* Vill. et *Avena pubescens* Huds., cultivées côte à côte, dans les mêmes conditions, et se développant simultanément (fig. 76).

La face externe de la feuille d'*A. sempervirens* est recouverte en totalité d'un épiderme bien différencié, de type silico-subéreux sur la gaine SZl_3 ; principalement subéreux sur le limbe, avec intercalation de cellules exodermiques P_1 . Sous l'épiderme du limbe s'étend, en outre, une couche de fibres hypodermiques. La face externe de la feuille d'*A. pubescens*,

(1) L'anatomie foliaire du genre *Avena* vient de faire l'objet d'une analyse détaillée (A. Saint-Yves, 1931). Les caractères épidermiques que nous avons pu observer jusqu'ici concordent avec les caractères anatomiques mis en évidence par cette remarquable étude. Nous citons brièvement deux exemples, ne disposant pas actuellement d'assez de documents pour fournir une analyse épidermique complète du genre *Avena*.

au contraire, est peu différenciée : les nervures du limbe portent des cellules siliceuses et des aiguillons P_2 , mais entre les nervures s'étendent de larges bandes de cellules longues homogènes, à parois lisses ol_2 . La gaine elle-même est

moins différenciée ; les cellules siliceuses ne sont nombreuses que sur les nervures. Entre les nervures s'étend un épiderme subéreux à parois lisses Zl_2 portant, dans la partie supérieure, des files de cellules homogènes ol_2 .

Nous retrouvons entre ces deux Avoines des différences analogues à celles que nous avons relevées entre des espèces d'*Agropyrum*. *Avena sempervirens* est une plante à forte gra-

dation, comme *Agropyrum junceum* ou *Ag. glaucum* ; *Avena pubescens*, une plante

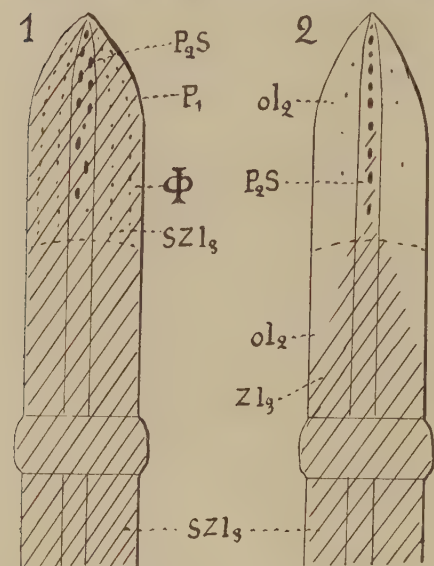


Fig. 76. — Schéma de la face externe de la feuille terminale d'*Avena sempervirens* (1) et d'*Avena pubescens* (2).

à caractère juvénile persistant, comme *Ag. campestre* ou même *Ag. orientale*.

Les formes des éléments cellulaires, par contre, sont très analogues dans les deux espèces et ne s'éloignent pas beaucoup de celles que nous avons observées chez les Hordées. La même remarque peut être faite pour les autres Avénées, par exemple dans le genre *Holcus*. Dans ce genre, les éléments exodermiques, toujours nombreux, peuvent prendre un développement très variable selon les espèces ou variétés (Pl. XIX, fig. 2).

b. — FESTUCÉES.

Prenons comme exemple une Fétuque : *Festuca Eskia* Ram. (fig. 78). (*Festuca varia* Haenke, s. sp. *Eskia* G. G.).

La face externe de la feuille terminale est garnie d'un épiderme bien différencié, silico-subéreux sur les nervures, et sur les bandes entre nervures (fig. 77). Des cellules exodermiques s'y ajoutent : aiguillons P_2 sur les nervures du limbe, surtout au sommet, crochets P_1 dans la région marginale de la gaine.

A la face interne, la gaine est couverte de cellules longues à parois lisses l_3 intercalées de nombreuses cellules exodermiques P_1 , très denses, surtout dans la partie supérieure, et empiétant sur la base de la ligule. La face interne du limbe est couverte d'un épiderme à disposition carénale : de type exodermique sur les nervures P_1 , homogène ol_2 dans les bandes entre nervures. La face dorsale de la ligule est très différenciée : elle porte à sa base des cellules courtes

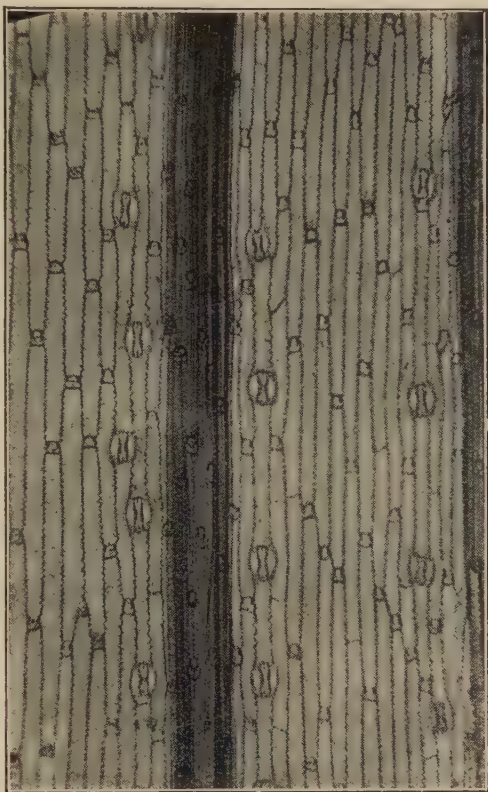


Fig. 77. — *Festuca Eskia*. Limbe de la feuille terminale ; face externe.

siliceuses, subéreuses et exodermiques S , Z et P_1 ; ses cellules longues, qui ont des parois engrenées à la base de la ligule, prennent des parois lisses plus haut et occupent seules le sommet de la ligule, qui est semblable sur ses deux faces.

La face externe des glumes est très différenciée ; son épiderme, silico-subéreux, SZl_3 , est armé, sur les nervures, d'aiguillons P_2 , dans la partie supérieure. Des crochets P_1 apparaissent dans toutes les bandes, au sommet de la glume. La face interne est, au contraire, très peu différenciée, homogène

pour la plus grande partie ol_2 , avec quelques cellules exodermiques (P_1l_2) dans les bandes entre nervures, vers le sommet.

Sur la face externe des glumelles, contrairement à ce qui

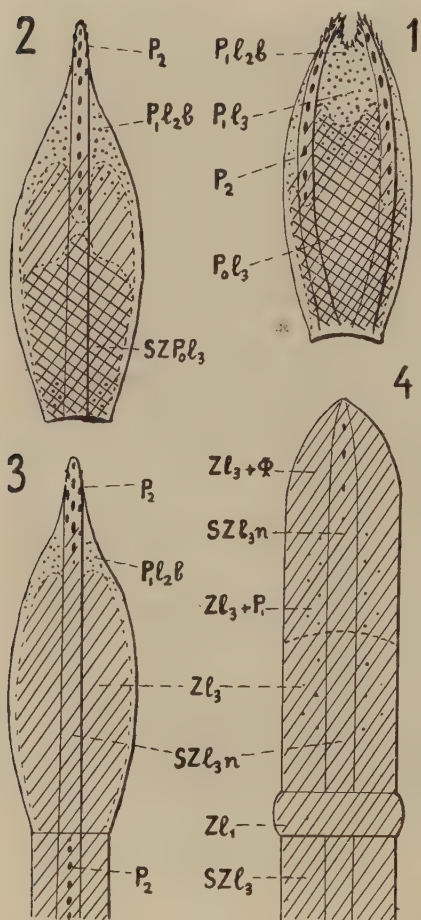


Fig. 78. — *Festuca ESKIA* Ram. — 1, glumelle supérieure; 2, glumelle inférieure; 3, glume; 4, feuille terminale. Schéma de la face externe de chaque pièce. Les stomates ne sont pas figurés.

a lieu pour les glumes, les cellules à pointe courte du type P_0 sont nombreuses, surtout à la base. Vers le sommet, elles cèdent la place à des aiguillons P_2 hérissant les nervures. La face interne des glumelles répond au même signallement que celle des glumes.

Les espèces du genre *Festuca* présentent entre elles des différences de répartition des éléments épidermiques et des différences de gradation qui sont susceptibles de servir de caractères distinctifs. Il conviendrait de compléter les données fournies par Lohaus (1905) relativement à des portions limitées d'épidermes, en étendant l'examen à l'ensemble de la topographie épidermique de chaque plante. Il deviendrait alors possible d'établir par ce procédé, pour le genre *Festuca*, une analyse semblable à celle

que le commandant Saint-Yves (1927) a basée sur l'anatomie des feuilles. Dans ce genre très complexe, un tel travail, d'ailleurs considérable, présenterait un grand intérêt.

Les genres *Dactylis*, *Bromus*, *Brachypodium*, *Poa*, etc.,

présentent des éléments épidermiques appartenant aux mêmes catégories que ceux des Hordées. D'un genre ou d'une espèce à l'autre, il est seulement possible de relever des différences de détail dans la forme et la répartition des éléments.

Chez certaines espèces de *Poa*, tel *Poa annua* L., la

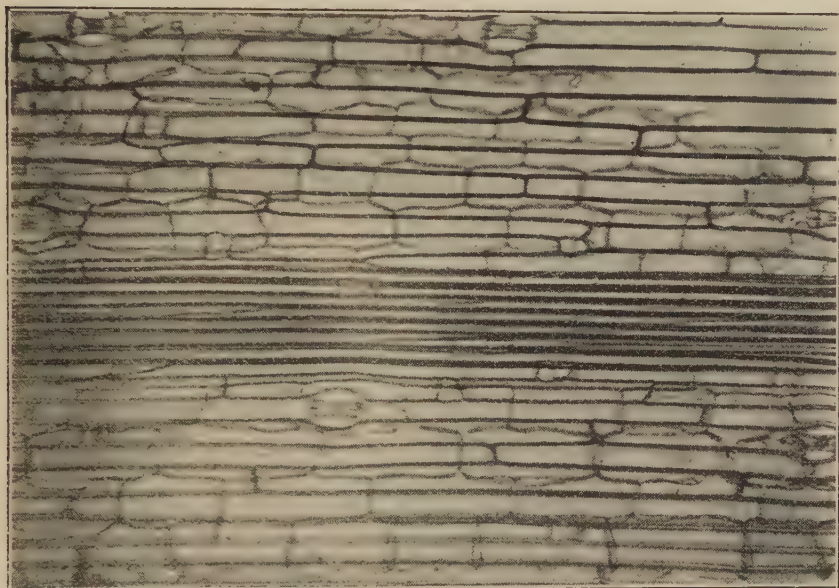


Fig. 79. — *Poa annua*. Gaine de la feuille terminale ; face externe ; région basale. — Gross. $\times 120$.

simplification des épidermes est poussée à l'extrême (fig. 79). Les nervures seules de la feuille terminale portent quelques cellules siliceuses dans leur partie moyenne ; le reste de la face externe est recouvert d'un épiderme homogène à parois lisses ol_2 . Les feuilles plus basses ont un épiderme totalement indifférencié. Cette espèce présente donc une très faible gradation et entre dans la catégorie des formes fructifiant à l'état infantile. Les diverses espèces du genre *Glyceria* ont également des épidermes peu différenciés, les bandes de cellules homogènes à parois lisses ol_2 étant très développées sur les feuilles, les gaines et les entre-nœuds à tous les niveaux de la plante, caractère commun à la plupart des plantes aquatiques. Chez certaines espèces des genres *Glyceria* et *Poa* existent, fait exceptionnel chez les Festucées, des cellules

longues à papilles, que nous étudierons au chapitre suivant.



Fig. 80. — *Mibora verna*. Limbe de la feuille terminale; face externe; région moyenne.

bandes homogènes de cellules à parois lisses ol_2 s'étendent largement entre les nervures de la gaine et du limbe et occupent la totalité du sommet du limbe et de la face interne de la gaine. Les bractées florales elles-mêmes sont peu différenciées : la face externe des glumes est recouverte d'un épiderme homogène avec quelques cellules exodermiques P_1 . Contrairement à ce qui a lieu dans les feuilles, les parois des cellules longues sont ici fortement ondulées, formant des lignes brisées à angles aigus. Le même type d'épiderme

c. — AGROSTIDÉES.

Les caractères généraux des cellules épidermiques des Agrostidées : *Agrostis*, *Calamagrostis*, etc., étant analogues à ceux des tribus précédentes, nous examinerons seulement deux types extrêmes : *Mibora verna* P. B. et *Psamma arenaria* R. S. (*Ammophila arundinacea* Host.).

Mibora verna est, comme *Poa annua*, une forme à caractère infantile. A la face externe de sa feuille terminale, les nervures portent seules des éléments différenciés : des cellules à crochet P_1 sur des files peu nombreuses (fig. 80). Les



Fig. 81. — *Psamma* (*Ammophila*) *arenaria*. Limbe de la feuille terminale; face externe.

Le même type d'épiderme

homogène se retrouve sur les glunelles, mais en présentant cette fois de plus nombreuses cellules exodermiques sous forme de longs poils P à extrémité arrondie.

En opposition avec cette forme à caractères infantiles, nous citerons une autre Agrostidée : *Psamma arenaria*, Graminée junciforme qui possède des feuilles entièrement garnies à leur face externe d'un épiderme subéreux, à épaisse cuticule, le limbe étant doublé d'une couche continue de fibres hypodermiques (fig. 81). Ses bractées florales sont également très différenciées, recouvertes du même épiderme silico-subéreux, armé cette fois d'aiguillons P₂ sur les nervures.

L'opposition entre les deux espèces que nous venons de décrire est très frappante ; elle porte cependant plus sur des caractères de distribution d'éléments épidermiques que sur des caractères d'importance fondamentale : les premières feuilles d'une germination de *Psamma arenaria* sont en effet presque aussi simples que les feuilles adultes d'une *Mibora* ; les bandes d'épiderme homogène à parois lisses y occupent une grande place, et leurs parois ne sont ondulées que tout au sommet.

La structure épidermique se complique ensuite progressivement dans les feuilles successives, les fibres hypodermiques s'étendant de plus en plus, comme le montre la comparaison des figures 81 et 82. Le type de gradation est analogue à celui qui est représenté dans les figures 1, 2 et 3 de la planche VII.



Fig. 82. — *Psamma arenaria*. Limbe d'une feuille basale ; face externe.

d. — PHALARIDÉES.

Phalaris paradoxa L. possède des épidermes assez peu différenciés, formés des mêmes éléments que ceux des tribus précé-

dentes. Ces éléments se distinguent seulement par certaines particularités de détail : les cellules exodermiques P_1 et P_2 , fréquentes surtout sur le limbe, sont renflées, comme ventrues et munies d'une pointe obtuse ; les stomates affectent

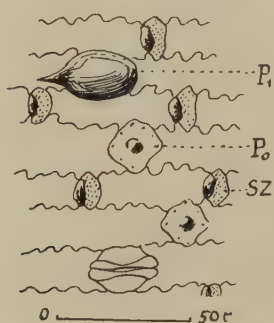


Fig. 83. — *Phalaris paradoxa*.
Cellule à pointe courte P_0 .
Face externe de la gaine de
feuille terminale.

une forme losangique ; les cellules siliceuses, jumelées à des cellules subéreuses et fréquentes surtout sur la face externe des gaines, sont très courtes, en forme de fuseau allongé transversalement ; sur la face externe, des gaines se trouvent en outre des cellules à pointe courte P_0 , différentes de celles des Hordées par la minceur de leurs parois et leur aspect (fig. 83). Ces cellules, contrairement à celles des Hordées, sont situées surtout dans les bandes entre nervures. Ces caractères

se retrouvent chez les autres Phalaridées que nous avons examinées : *Phalaris minor* (fig. 84), *Baldingera* (*Phalaris*) *arundinacea*, *Anthoxanthum odoratum*. Ce sont des caractères affectant la forme des éléments, non leur structure ; ils sont donc peu importants, mais permettent cependant de reconnaître aux Phalaridées une position un peu particulière dans la sous-famille des Pœoïdées.

Les Pœoïdées que nous avons décrites jusqu'à présent possèdent dans leur ensemble certains caractères de structure de leurs éléments épidermiques que nous pouvons résumer de la façon suivante :

1° Leurs cellules siliceuses sont ou bien arrondies, ou bien allongées en bâtonnets à contours plus ou moins ondulés ; elles n'affectent jamais la forme d'une double hache ou d'un osselet ;

2° Leurs stomates ont un contour général ovoïde ;

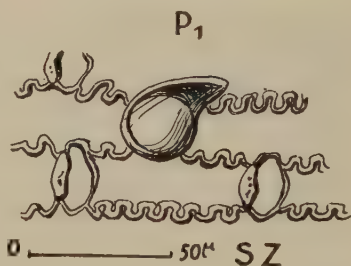


Fig. 84. — *Phalaris minor*. Gaine de la feuille terminale. Face externe ; détail des cellules P_1 et S.

3° Leurs éléments exodermiques sont toujours unicellulaires ;

4° Leurs cellules longues ne portent pas en général de prolongements saillants en forme de papilles ou de verrues ;

5° Elles ne possèdent pas de poils à coussinets.

§ 3. — Caractères épidermiques des Panicoidées.

a. — ORYZÉES.

Lygeum spartum Loef. possède des feuilles qui, à première vue, rappellent celles des Graminées junciformes que nous avons examinées précédemment. En effet, comme chez ces dernières, la face externe des feuilles est recouverte d'un épiderme silico-subéreux à forte cuticule et à parois engrenées SZL₃. Mais l'examen détaillé des épidermes de la plante révèle de nombreuses particularités différentes de tout ce que nous avons relevé jusqu'à présent.

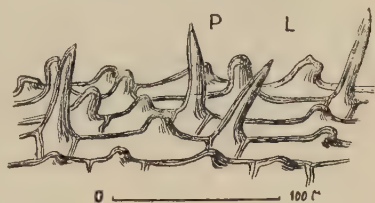


Fig. 85. — *Lygeum spartum*. Limbe de la feuille terminale face interne, vue obliquement pour montrer les papilles.

La face interne de la gaine porte, outre des cellules longues à parois lisses l_2 , des poils courts qui recouvrent également la longue ligule triangulaire. L'épiderme de la face interne du limbe, à disposition carénale, comprend des cellules longues, hérissées de papilles arrondies ou aiguës (fig. 85).

La bractée qui enveloppe l'inflorescence porte à sa face externe un épiderme semblable à celui de la feuille. Sa face interne comprend deux parties très différentes : l'épiderme qui tapisse la partie renflée présente les mêmes caractères que l'épiderme interne de la gaine ; l'épiderme de la face supérieure du prolongement apical est semblable à celui des carènes d'un limbe avec des cellules à petites verrues. Le corps de la bractée doit donc être considéré comme une gaine renflée, le prolongement apical comme un limbe atrophié. La structure des bords membraneux de la spathe, analogues à ceux d'une gaine, et la présence d'une ligule rudimen-

taire à la base du petit limbe confirment cette homologie.

Les bractées florales proprement dites possèdent des épidermes beaucoup moins différenciés que ceux des pièces précédentes, surtout en ce qui concerne la glumelle supérieure, qui est entièrement membraneuse. Elles portent, outre des poils unicellulaires P et P₁, des poils bicellulaires B (Voir fig. 2).

Les principaux caractères du *Lygeum spartum* se retrouvent chez le Riz (*Oryza sativa*) (fig. 86 et 87, et Pl. XX, fig. 1) :

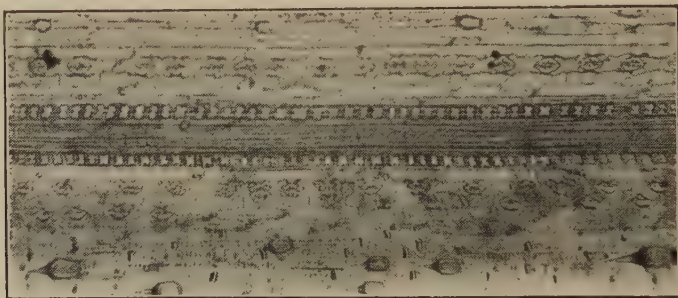


Fig. 86. — *Oryza sativa*. Gaine de la feuille terminale ; face externe. — Gross. $\times 120$.

stomates losangiques, longue ligule couverte de poils serrés, cellules longues à papilles et à verrues, poils bicellulaires. Les cellules siliceuses des nervures de la gaine affectent la forme d'un sablier, disposé transversalement. A la marge des nervures, une file est formée exclusivement d'éléments courts, siliceux et subéreux ; puis une ou deux files munies de poils bicellulaires s'étendent entre la nervure et le champ des stomates. Au delà des stomates, l'épiderme comprend des couples silico-subéreux très différents de ceux des nervures : la cellule siliceuse est très plate et allongée transversalement, comme cela avait lieu chez les Phalaridées. De place en place, le couple silico-subéreux est remplacé par un gros aiguillon de forme particulière. Les cellules longues portent presque toutes des papilles, qui se trouvent généralement placées exactement à la hauteur d'un élément court situé sur la file voisine.

Au total, la complexité de cet épiderme est très supérieure à tout ce que l'on peut observer chez les Pœoidées, et la régularité de disposition des éléments n'en est que plus frappante.

L'épiderme des glumelles du Riz est formé de cellules à parois très épaisses et très dures à ondulations très mar-

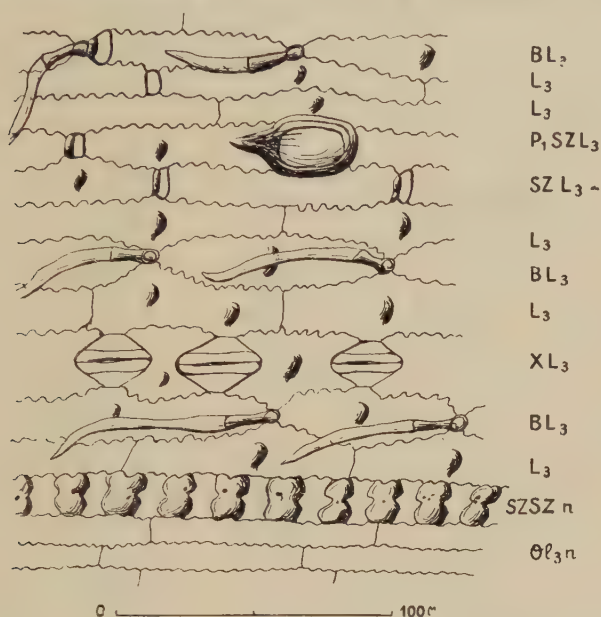


Fig. 87. — *Oryza sativa*. Détail de l'épiderme photographié figure 86.

quées; il porte de grands poils rigides réunis par des crêtes transversales.

b. — MAYDÉES.

Considérons la face inférieure du limbe d'une feuille de

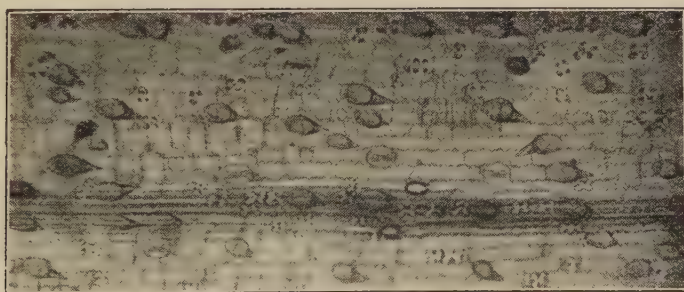


Fig. 88. — *Coix lacryma*. Gaine de la feuille terminale, face externe. — Gross. $\times 120$.

larmille (*Coix lacryma Jobi* L.) (fig. 88 et Pl. XX, fig. 2); les nervures sont occupées par des couples silico-subéreux,

tantôt seuls, tantôt intercalés de cellules longues à parois ondulées. Les cellules siliceuses affectent la forme d'un quadrilatère curviligne, à coins arrondis, à côtés excavés ; nous appellerons cette forme : *forme en osselet*, en raison de sa ressemblance avec celle des osselets du tarse. Les cellules longues

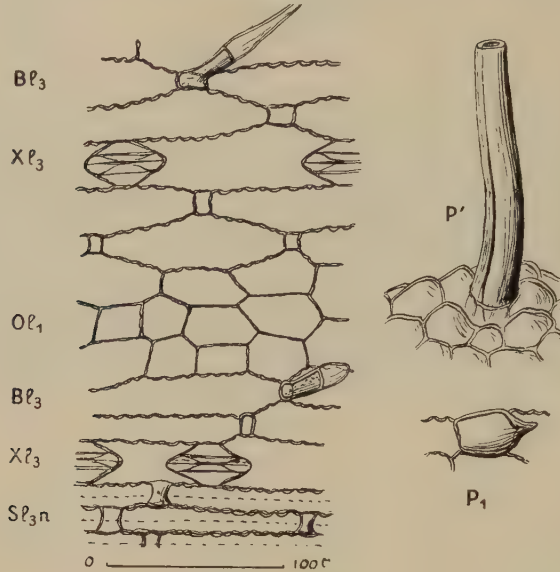


Fig. 89. — *Tripsacum dactyloides*. Portion d'épiderme située à la base du limbe de la feuille terminale ; face interne. — ol_1 , épiderme homogène à cellules courtes, dans l'axe d'une bande entre nervures ; Sl_3n , bande superposée à la nervure ; les fibres sous-épidermiques sont figurées en pointillé ; P' , poil à coussinet situé sur la bande ol_1 , vu obliquement ; P_1 , cellule à crochet située sur une des files à poils bicellulaires Bl_3 .

ont des parois minces, très ondulées sur leurs faces latérales, souvent presque droites sur les faces transversales.

Des cellules siliceuses en osselet se retrouvent chez les diverses espèces de Maïs (*Zea Mays* L.), de *Tripsacum*.

La figure 89 montre la face interne d'un limbe de *Tripsacum dactyloides* L. L'axe des bandes entre nervures est occupé par un épiderme homogène à cellules courtes ol_1 , très différent de celui que nous avons décrit chez les Hordées et qui devenait du tissu bulliforme. Sur les plages qu'il occupe, on observe, de place en place, de grands poils P' présentant à leur base un coussinet formé par le soulèvement des cellules voisines. Les files voisines des lignes de stomates portent de nombreux

poils bicellulaires B. La cellule basale de ces poils possède des parois épaisses et cutinisées, la cellule apicale, au contraire, des parois minces et pectoso-cellulosiques. De place en place, un poil bicellulaire est remplacé par une cellule à crochet P_1 .

Les cellules siliceuses, cantonnées sur les nervures, ont la forme d'un fer de hache à deux tranchants, dont l'axe serait disposé longitudinalement.

Les stomates, comme ceux du Maïs, ont une forme losangique.

c. — ANDROPOGONÉES.

Prenons comme exemple *Andropogon hirtus* L.

La face externe des feuilles et celle des bractées foliacées entourant les fleurs est recouverte d'un épiderme à parois ondulées, d'autant plus différencié que la feuille est insérée plus haut sur le chaume. Les nervures portent de nom-

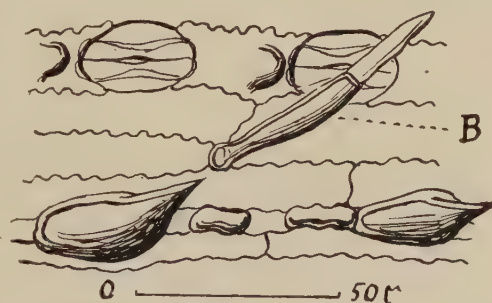


Fig. 90. — *Andropogon hirtus*. Limbe de la feuille terminale ; face externe ; région basale.

breuses cellules siliceuses et des aiguillons P_2 ; les bandes entre nervures portent également des cellules siliceuses, des cellules subéreuses et des poils P. On observe sur les gaines, à tous les niveaux, des poils bicellulaires insérés sur une base très petite et très précocement différenciés sur les jeunes tissus (fig. 90).

La face interne des gaines est garnie d'un épiderme homogène ol_2 ; celle des limbes, d'un épiderme à disposition carénale, formé de bandes homogènes à parois ondulées ol_3 et à stomates, entre des nervures garnies de cellules siliceuses et d'aiguillons. La ligule, grande et triangulaire, est garnie de longs poils.

Comme chez l'espèce voisine *Andropogon distachyos* L.,

les cellules siliceuses affectent une forme en osselet, et les cellules longues des bandes à stomates présentent fréquemment une papille asymétrique dirigée vers le haut.

d. — ZOYSIÉES.

Les éléments épidermiques de *Tragus racemosus* Hall. présentent les particularités suivantes (fig. 91) :

1° Les stomates possèdent de larges cellules compagnes rétrécies sur les bords, ce qui leur donne une forme fréquemment losangique ;

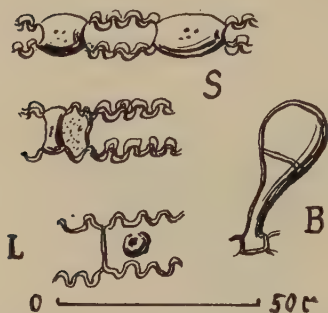


Fig. 91. — *Tragus racemosus*.
Détails de cellules épidermiques.

2° Les cellules siliceuses affectent une forme de hache à double tranchant sur les petites nervures du limbe ; sur les nervures importantes, cette forme s'allonge et tend vers une forme ovoïde, mais en conservant à chaque extrémité une petite dépression (fig. 91) ;

3° Les cellules longues ont des parois latérales effectuant de grandes ondulations, tandis que les parois transversales sont presque rectilignes, comme cela avait lieu chez les Maydées. Leur largeur est beaucoup plus grande que celle des éléments courts de la même file. Ces cellules longues portent fréquemment de grosses papilles arrondies ;

4° Les poils bicellulaires affectent une forme de massue ;

5° Les glumes portent de gros aiguillons crochus, qui ont été décrits par Duval-Jouve (1875), puis par Grob (1896). Comme les éléments du type P_2 , ce sont de gros aiguillons sclérifiés et silicifiés à leur sommet. Leur aspect particulier vient de la garniture de cellules épidermiques qui s'élève sur leur base, en formant une sorte de fourreau (fig. 92). Nous avons trouvé souvent l'esquisse d'une disposition analogue lorsque les aiguillons prennent un très grand développement. Par exemple, sur les aiguillons des glumelles du Seigle (fig. 68), les cellules épidermiques voisines s'élèvent, en présentant

des contours digités. Cela ne diminue nullement l'intérêt de la structure des crochets du *Tragus*, qui doivent être considérés

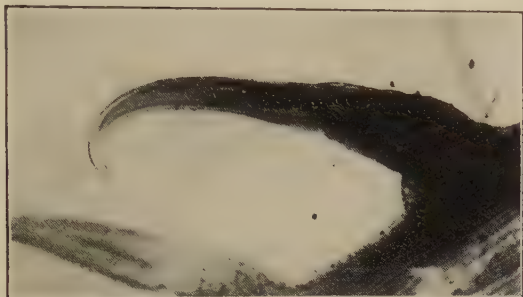


Fig. 92. — *Tragus racemosus*. Aiguillon P_2 d'une glume avec garniture de cellules épidermiques.

comme fournissant un caractère spécifique très constant.

e. — PANICÉES.

La tribu des Panicées se rattache étroitement au groupe

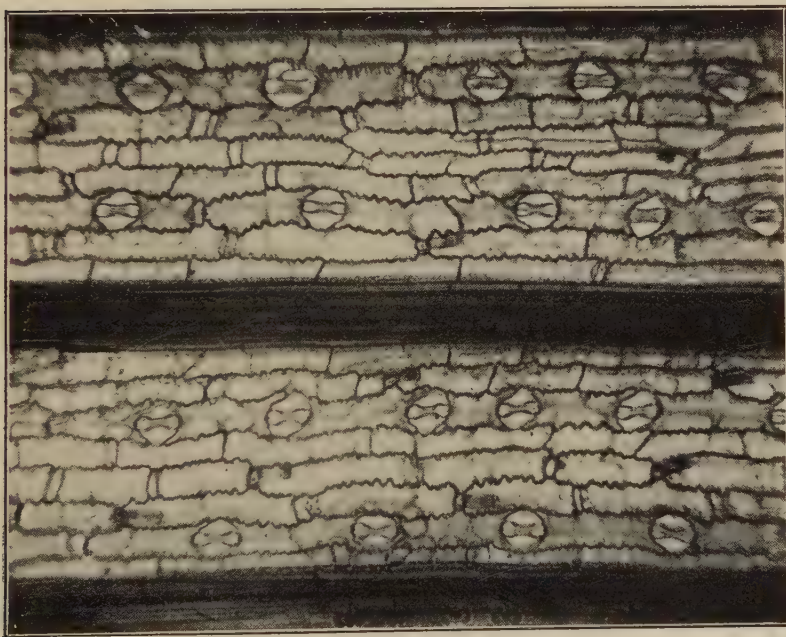


Fig. 93. — *Panicum obtusum*. Gaine de la feuille terminale ; face externe. — Gross. $\times 250$.

des tribus précédentes par ses caractères épidermiques.

Les diverses espèces de *Panicum* (*P. miliaceum*, *P. obtusum*, etc.) portent sur les nervures de leur limbe des cellules siliceuses en forme d'haltères ou de bâton noueux (fig. 93) ; dans les bandes entre nervures des poils bicellulaires B.

Chez *Digitaria sanguinalis* Scop., sur les deux faces du limbe,

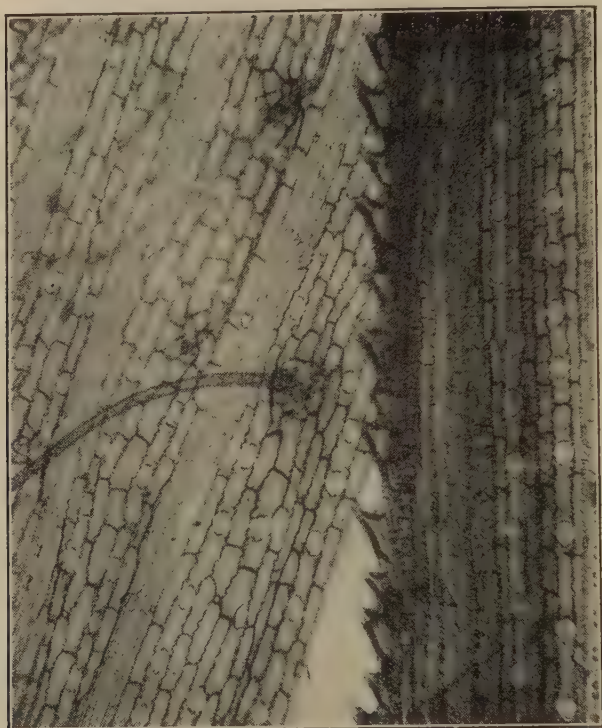


Fig. 94. — *Digitaria sanguinalis*. Limbe de la feuille terminale ; face externe. — Gross. $\times 120$.

les cellules siliceuses des nervures sont en forme d'haltères disposées longitudinalement, leurs deux boules terminales étant très écartées l'une de l'autre (fig. 1 et 94). D'autre part, les aiguillons P_2 et P_1 situés au voisinage sont entièrement silicifiés, et dans les bandes entre nervures apparaissent d'énormes poils à coussinet P' (fig. 94).

Chez *Paspalum racemosum* Lam., les nervures du limbe sont, sur les deux faces, garnies de files de cellules comprenant uniquement des cellules siliceuses ajustées comme des pavés irréguliers (fig. 95). Les bandes entre nervures sont occupées

par un épiderme formé de grandes cellules ol_3 , à parois minces et légèrement ondulées, avec sur la face externe, dans l'axe des bandes, des poils bicellulaires B. La face externe de la gaine est recouverte par un épiderme silico-subéreux à parois engrenées SZl_3 , s'étendant uniformément sur les nervures et les bandes. Les glumes sont revêtues de cellules à parois engrenées portant des papilles groupées sur des sortes de crêtes ou d'ondulations (fig. 3 de la Pl. XIX).

Setaria italica P. B. se rapproche des espèces précédentes par la forme en haltère des cellules siliceuses de ses nervures, l'aspect de l'épiderme de ses bandes entre nervures et la forme losangique de ses stomates. Les cellules exodermiques P_1 et P_2 sont renflées et bulbeuses, avec une pointe obtuse (fig. 96). L'axe des bandes entre nervures, à la face interne du limbe, est occupé par un épiderme homogène ol_2 , à cellules relativement courtes. La face interne de la gaine est revêtue en totalité par un épiderme homogène analogue ol_2 , à cellules plus longues. La ligule est remplacée par de longs poils.

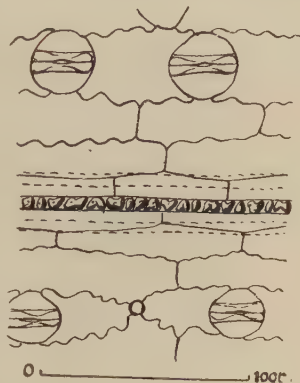


Fig. 95. — *Paspalum racemosum*.
Limbe de la feuille terminale;
face externe ; détail.

Toutes les Panicoidées que nous venons d'examiner présentent des caractères épidermiques permettant de les distinguer nettement de l'ensemble des Pœoidées :

1° Présence, en plus des cellules siliceuses arrondies comme celles des Pœoidées, de cellules siliceuses de formes variées : certaines d'entre elles affectent la forme d'une hache antique à double tranchant ou hache à deux ailes (*bipennis*) ; d'autres, la forme d'un *sablier* ou d'une haltère allongés, soit transversalement, soit longitudinalement ; d'autres, la forme d'un quadrilatère curviligne, à angles arrondis et à côtés déprimés (forme en *osselet* ou en *croix*) ;

2° Présence de cellules longues à expansion arrondies : *papilles*, *verrues* ;

- 3° Présence de *poils bicellulaires* B ;
- 4° Présence de *poils à coussinet* P' ;
- 5° Forme des stomates qui possèdent en général des cellules compagnes beaucoup plus larges que les cellules de l'ostiole, et étroitement embrassées par les cellules longues situées sur

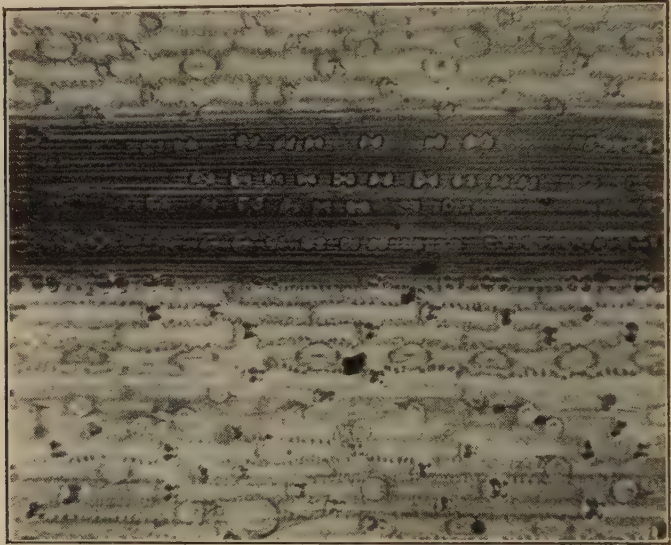


Fig. 96. — *Setaria italica*. Gaine de la feuille terminale ; face externe. — Gross. $\times 250$.

la même file. Le stomate ainsi prend, *même dans les régions épidermiques peu différenciées*, une forme de losange à côtés courbes tronqué à ses extrémités.

Chaque genre de Panicoïdées ne présente pas à la fois tous ces caractères, mais possède, à tout le moins, plusieurs d'entre eux. Dans l'ensemble, les épidermes de cette sous-famille sont donc beaucoup plus complexes que ceux des Pœoïdées. L'agencement topographique des éléments y est tout aussi précis et donne même une impression de régularité plus frappante, en raison de la plus grande diversité des types d'éléments présents. Indépendamment des caractères bien définis que nous venons de citer, les épidermes des Panicoïdées possèdent souvent une physionomie particulière, en raison de la grande différence de largeur des éléments d'une même file. Dans les

bandes entre nervures, les éléments courts, les poils bicellulaires en particulier, sont beaucoup plus étroits que les cellules longues voisines. Les cellules longues présentent souvent des ondulations très amples sur les parois latérales, tandis que les parois transversales sont presque rectilignes.

Tous ces caractères épidermiques font apparaître la sous-famille des *Panicoïdées* comme un groupe naturel, ce qui confirme les classifications établies sur la morphologie florale et les observations anatomiques et embryologiques.

CHAPITRE IX

COMPARAISON DES CLASSIFICATIONS BASÉES SUR LES CARACTÈRES ÉPIDERMiques ET SUR LES CARACTÈRES FLORAUX

Le groupement des tribus des Graminées d'après les caractères épidermiques que nous avons exposés dans le chapitre précédent se superpose, dans l'ensemble, aux classifications de Bentham et Hooker (1882) et de Hackel (1887). Les deux divisions qu'il met en évidence correspondent, dans l'ensemble, aux sous-familles des Pœoïdées et des Panicoïdées.

Cependant, un certain nombre de genres et de tribus classés parmi les Pœoïdées d'après leurs caractères floraux s'éloignent, à d'autres points de vue, de tout le reste de leur sous-famille. J. Duval-Jouve a signalé, dans le genre *Sporobolus*, des poils à coussinet dont il fournit la description (1875, Pl. XVI). A. Grob (1896), reprenant et complétant les observations de Duval-Jouve, note la présence :

1^o De poils bicellulaires (*winkelhaaren*) chez : *Aristida* (Agrostidées), *Eriachne* (Avenées), *Chloris*, *Ctenium*, *Bouteloua*, *Cynodon* (Chloridées), *Pappophorum*, *Eragrostis* (Festucées), *Bambusa*, *Arundinaria*, *Chusquea* (Bambusées), *Nardus* (Hordées) ;

2^o De poils à coussinet (*polsterhaaren*) chez : *Sporobolus* (Agrostidées), *Eriachne* (Avenées), *Cynodon*, *Bouteloua*, *Dactyloctenium* (Chloridées), *Pappophorum*, *Schismus* (Festucées), *Oropetium* (Hordées).

Ces genres représentent une très minime fraction des tribus des Hordées, des Avenées, des Festucées, des Agrostidées et constituent, au contraire, la totalité des Chloridées et des Bambusées étudiées. Ces deux dernières tribus se distinguent, en outre, par la forme de leurs cellules siliceuses semblables à celles des Panicoïdées.

Les résultats obtenus par Duval-Jouve et Grob, relativement à l'épiderme, peuvent être rapprochés de ceux qu'ont obtenus Duval-Jouve lui-même, Güntz et Pee Laby dans le domaine de l'anatomie.

Duval-Jouve (1875, Pl. XVI à XIX) décrit la disposition du tissu chlorophyllien, réuni autour des faisceaux foliaires chez *Chloris*, *Pappophorum*, *Sporobolus*, comme cela a lieu chez les Panicoïdées : divers *Andropogon*, *Panicum*, *Tragus*.

Güntz (1886) range dans les herbes des Savanes les Chloridées, ainsi que les genres *Eragrostis*, *Sporobolus*, *Pappophorum*, *Arundo*, *Phragmites*.

Pee Laby (1898, p. 295) place dans son cinquième groupe, auprès des Panicoïdées, les genres *Cynodon*, *Chloris*, *Eragrostis* et *Sporobolus* (p. err. *Sporolobus*), les définissant par la disposition du parenchyme vert « uniquement autour des faisceaux libéro-ligneux » et par le faible développement des « cellules motrices ».

Ces résultats confirment les observations relatives à l'épiderme : les genres qui occupent une place exceptionnelle dans leur tribu, les tribus qui occupent une place exceptionnelle dans leur sous-famille, par leurs caractères épidermiques, sont exceptionnels également par leurs caractères anatomiques.

L'existence de ces exceptions ne peut donc être invoquée contre une classification basée sur les caractères de l'épiderme. Elle infirmerait beaucoup plus, sur ces points particuliers, la classification basée sur la morphologie florale.

§ 1. — Caractères épidermiques exceptionnels de quelques genres de Hordées et de Festucées.

a. « NARDUS » L. — Divers auteurs : Bentham et Hooker (1883), Hackel, Baillon, en particulier, rangent dans la tribu des Hordées le genre *Nardus* L. ; Rouy le considère même comme plus proche des Triticées que ne le sont les Orges et le place dans les *Secalinæ*. Pour tous ces auteurs, un seul caractère : l'inflorescence en épi simple, suffit à mettre en balance les

différences considérables qui séparent le Nard de toutes les Hordées et même de toutes les tribus voisines.

1^o *Caractères anatomiques.* — L'ovaire est surmonté d'un style unique sortant au sommet de la fleur ; l'épi est unilatéral ; les épillets, tous déjetés d'un même côté, sont privés de glumes ; la glumelle supérieure est membraneuse ; les glumellules sont avortées ; les étamines ont leurs sacs polli-

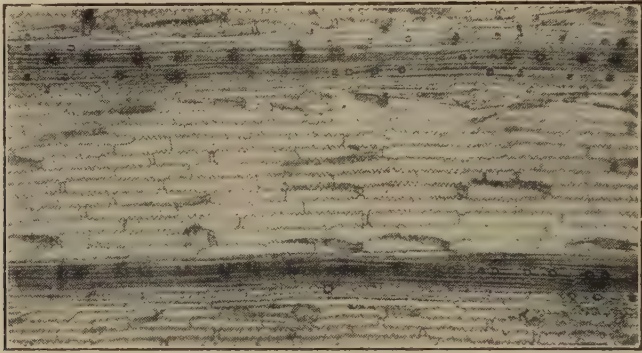


Fig. 97. — *Nardus stricta*. Limbe de la feuille terminale ; face externe. — Gross. $\times 120$

niques soudés au sommet et écartés à la base seulement (de Coulon, 1923) ; le caryopse, de forme très spéciale, est apiculé au sommet.

A ces profondes différences anatomiques, il convient d'ajouter des caractères épidermiques très différents de tous ceux que nous avons décrits jusqu'à présent.

2^o *Caractères épidermiques.* — Outre les éléments ordinaires : cellules siliceuses, cellules subéreuses, aiguillons, cellules à crochet, l'épiderme des feuilles et des glumelles inférieures de *Nardus stricta* L. possède des *éléments spéciaux* totalement absents chez les Hordées : poils bicellulaires, cellules longues munies de papilles isolées ou de nombreuses petites verrues (fig. 98). Grob (1896) a décrit la répartition de ces divers éléments à la surface du limbe. Les poils bicellulaires (*winkelhaaren*) sont dispersés sur les deux faces du limbe, dans les bandes entre nervures (fig. 97, 98, 99). Les cellules longues à

papilles et à verrues revêtent surtout la face supérieure du limbe.

Il convient d'ajouter à la description de Grob que les poils bicellulaires existent également à la face externe des gaines et des glumelles inférieures, tandis que la face interne de ces deux organes ne comprend qu'un épiderme homogène, à cellules longues ol_2 . La ligule, longue et triangulaire, munie de cellules exodermiques longues et serrées sur sa face dorsale, est également très différente de toutes les ligules des Hordées. Enfin la glumelle supérieure, membraneuse, est constituée sur ses deux faces par un épiderme à cellules homogènes ol_2 , présentant seulement, sur les deux nervures de sa face externe, quelques cellules courtes indifférenciées (fig. 98).

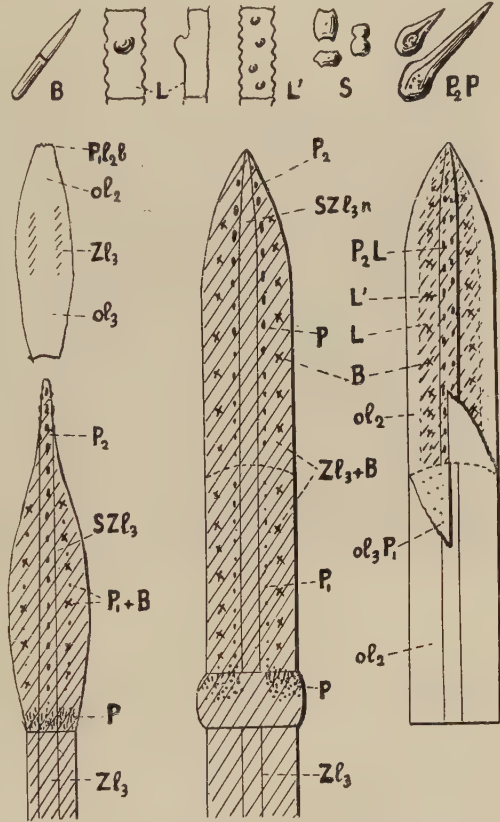


Fig. 98. — *Nardus stricta* L. — Schéma de la feuille terminale (face externe et face interne) et des deux glumelles (face externe).

Les éléments épidermiques particuliers au genre *Nardus* sont figurés au dessus des schémas. Les stomates ne sont pas indiqués. Les hachures obliques interrompues représentent les cellules à papille L.

L'ensemble de caractères que nous venons de décrire montre que le maintien du genre *Nardus*

dans la tribu des Hordées détruirait complètement l'unité de cette tribu, si homogène par ailleurs au point de vue de tous ses caractères anatomiques et épidermiques. Nous ne pouvons que nous ranger à l'avis de Husnot (1896, p. 86), qui crée pour le genre *Nardus* une tribu spéciale, *Nardoidæ*,

absolument différente de toutes les tribus rattachées aux Hordées. Ce point de vue est adopté par Ascherson et Græbner (1902). La diagnose des deux tribus, complétée au point de vue des épidermes, devient, dans ces conditions :

Hordeacæ : Épillets hermaphrodites en général, uni ou multiflores, sessiles sur les dents du rachis, disposés en épi

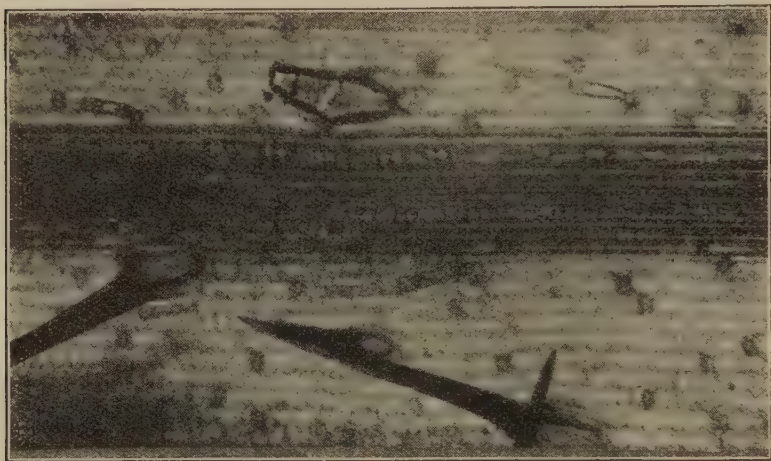


Fig. 99. — *Nardus stricta*. Limbe ; face externe ; détails des éléments épidermiques. — Aiguillons, poils bicellulaires, cellules siliceuses. Gross. $\times 250$.

bilatéral ; deux stigmates sessiles, divergents, sortant latéralement vers la base de la fleur. **Épiderme** dépourvu de poils bicellulaires et de cellules longues à papilles ou à verrues. Cellules siliceuses arrondies ou en bâtonnets.

Nardoidæ : Épillets uniflores, hermaphrodites, sessiles, alternes sur deux rangs, déjetés d'un même côté, formant un épi unilatéral. Pas de glumes. Un seul style terminé par un seul stigmate sortant au-dessous du sommet de la fleur. **Épiderme** : poils bicellulaires, cellules longues à papilles et cellules longues à verrues. Cellules siliceuses polymorphes : arrondies ou en forme de bâtonnets, de sabliers, de hache bipenne.

La fusion de groupes présentant des caractères aussi nettement distincts ne peut être maintenue. Le groupement

des genres en tribus ne doit pas être seulement un moyen de mettre en ordre, d'une façon quelconque, des objets disparates, et il convient de substituer aux clés dichotomiques tenant compte d'un seul caractère des faisceaux de caractères définissant, autant que possible, des groupes naturels.

La séparation que nous proposons n'est d'ailleurs pas une complication de la systématique des Graminées. Il semble possible, en effet, après avoir séparé le genre *Nardus* des Hordées, de le rapprocher d'autres groupes, qui présentent avec lui des caractères épidermiques communs : les Chloridées, les Oryzées et, plus généralement, le grand groupe des Panicoïdées. Le genre *Lygeum*, par exemple, possède, comme le genre *Nardus*, un style unique, des sacs polliniques soudés au sommet et divergents à la base, une ligule allongée couverte de longs poils serrés. Les épidermes comportent des cellules longues à papilles et à verrues, ainsi que des poils bicellulaires, différents de ceux du Nard par leur forme, mais semblablement constitués. Les affinités peuvent donc être plus étroites entre deux genres que l'on éloigne beaucoup l'un de l'autre, en général, qu'entre le genre *Nardus* et tout le reste des Hordées.

b. « ERAGROSTIS ». — Le genre *Eragrostis* Host. est rangé par la plupart des auteurs : Benthام (1882), Hackel (1887), Baillon (1894), Husnot (1896), Rouy (1912) dans la tribu des Festucées. Ses caractères épidermiques sont cependant nettement différents de ceux des autres genres de la tribu. La figure 100 montre une portion de l'épiderme externe d'une gaine d'*Eragrostis pilosa* P. B. et permet de remarquer la forme losangique des stomates, encadrés sur la plus grande partie de leur périphérie par les cellules longues appartenant à la même file qu'eux. Les cellules siliceuses S, fréquentes surtout sur les nervures, ont une forme de double hache encore bien visible sur les cellules s, qui leur sont équivalentes qualitativement, mais ne contiennent pas de silice (Voir fig. 4 de la Pl. XX et fig. 1, n° 5). Des cellules subéreuses Z sont fréquemment associées aux cellules siliceuses, et souvent deux couples silico-subéreux se succèdent sans intercalation de

cellule longue. La figure 100 montre, en B, une vue de détail d'un poil bicellulaire situé sur une des glumelles. La cellule inférieure de ce poil est résistante et cutinisée ; la cellule supérieure possède des parois minces et cellulósiques.

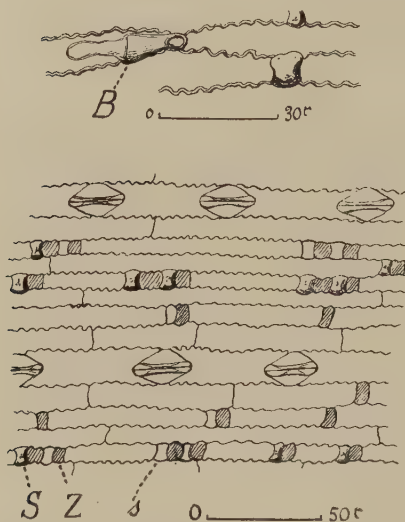


Fig. 100. — *Eragrostis pilosa* P. B. Partie moyenne de la gaine d'une feuille terminale (face externe). — S, cellule siliceuse ; Z, cellule subéreuse ; s, cellule non silicifiée, mais homologue d'une cellule siliceuse ; B, détail d'un poil bicellulaire situé sur la glumelle inférieure.

Certains *Eragrostis* possèdent également des poils à coussinet, très développés chez *Eragrostis minor*. Host.

Ces poils sont situés sur la face externe des gaines et des limbes, dans les bandes entre nervures. Les cellules de leur coussinet basal ont des parois très riches en matières pectiques et ressortent en rouge vif dans la préparation colorée au rouge de ruthénium (fig. 1 de la Pl. XIX).

La forme des stomates, des cellules siliceuses, la présence des poils bicellulaires et des poils à coussinet sont

autant de caractères éloignant le genre *Eragrostis* des autres Festucées et le rapprochant au contraire des Panicoidées. Des caractères anatomiques tels que la disposition du parenchyme chlorophyllien autour des faisceaux foliaires, signalée par Güntz (1886) et Pee Laby (1898), la forme des embryons (Van Tieghem, 1897), la structure du caryopse dépourvu de sillon, tendent à entraîner les mêmes conclusions. Remarquons toutefois qu'il ne semble pas actuellement nécessaire d'éliminer de la tribu des Festucées le genre *Eragrostis*. Cette tribu est très complexe et très hétérogène et, pour correspondre à des groupes vraiment naturels, exigerait une refonte totale. Son perfectionnement systématique est donc moins immédiatement intéressant que celui de la tribu des Hordées, groupe beaucoup plus simple qui peut arriver, au prix

d'une minime correction, à une très grande homogénéité.

Il est simplement nécessaire de retenir la place à part qu'occupe le genre *Eragrostis*, afin de ne pas être gêné par l'exception qu'il constituera dans le groupement général des tribus en fonction des caractères de l'épiderme.

D'autres genres de Festucées s'éloignent par certains carac-

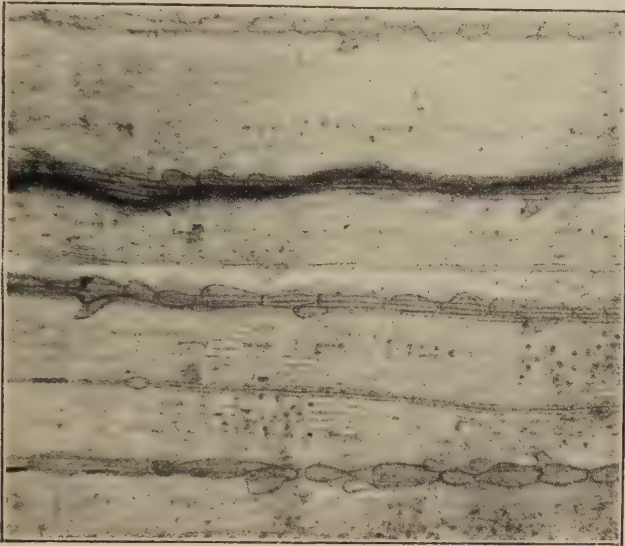


Fig. 101. — *Glyceria fluitans*. Limbe d'une feuille submergée; face externe. — Gross. $\times 120$.

tères épidermiques de l'ensemble de la tribu : *Glyceria fluitans*, par exemple, possède sur ses limbes et le sommet de ses gaines des cellules munies de papilles et de renflements déjetés vers le haut. Ces prolongements, arrondis sur les feuilles submergées, deviennent souvent aculéiformes sur les nervures des feuilles aériennes, exemple des variations quantitatives que peut subir l'épiderme sous l'action du milieu (fig. 101 et 102; Pl. XIX, fig. 4). Nous n'invoquerons pas cependant l'existence de cellules à papilles dans ce genre pour le séparer des Festucées, car il n'y a là qu'un caractère isolé, qui n'est pas lié à d'autres caractères épidermiques ou anatomiques. D'autre part, un vestige de cette disposition apparaît dans certaines espèces du genre *Poa*, qui appartient sans contes-

tation possible aux Festucées : *Poa alpina* par exemple, où l'on trouve des cellules longues à papilles sur la face externe des feuilles, au sommet de la gaine et à la base du limbe. Le cas du genre *Glyceria* n'est donc pas comparable à ceux

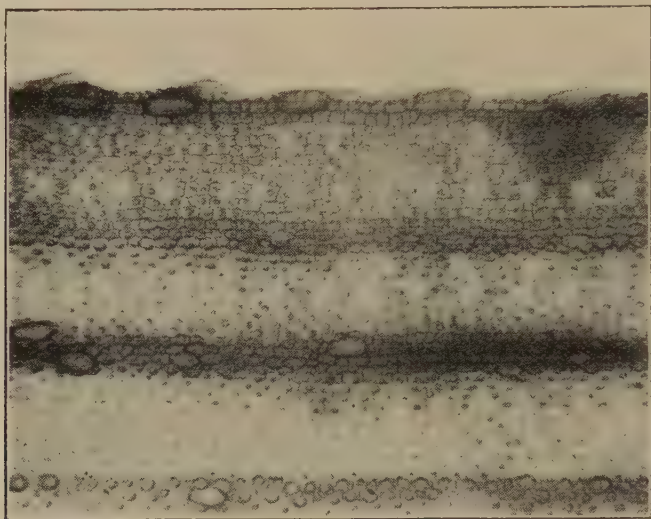


Fig. 102. — *Glyceria fluitans*. Limbe d'une feuille aérienne ; face externe. — Gross. $\times 120$.

des genres *Nardus* et *Eragrostis*, où les caractères singuliers de l'épiderme se présentent par groupes et liés à un faisceau de caractères anatomiques exceptionnels.

Une autre exception, que nous avons signalée dans le chapitre V, ne doit pas être retenue pour mettre en défaut les caractères épidermiques réguliers des Pœoïdées : nous avons décrit les poils renflés en massue *Pb*, situés sur les bords des glumes et des glumelles de diverses espèces d'*Agropyrum*, et nous avons indiqué que certains de ces poils pouvaient être cloisonnés. Cela n'affecte pas la définition des épidermes que nous avons donnée pour la tribu des Hordées, définition qui exclut les poils bicellulaires. En effet, les poils cloisonnés des *Agropyrum* sont des éléments rares et accidentels, sans constance et sans localisation précise. Ils ne peuvent être envisagés sur le même plan que les poils bicellulaires du genre *Nardus*, par exemple, qui sont des éléments très constants,

très bien différenciés, présentant une répartition topographique invariable et précise. Il est cependant intéressant de relever cette particularité accidentelle, qui montre que les poils renflés en massue des bractées florales, chez les Pœoïdées, sont les éléments les plus proches histologiquement des poils bicellulaires des Panicoïdées.

Les exemples que nous venons de citer montrent de quelle façon les caractères épidermiques doivent être envisagés pour permettre la distinction des grands groupes de genres ou de tribus. Les règles globales que nous indiquons sont applicables dans tous les cas où l'on peut dégager des *groupes de caractères*. Un caractère isolé ne peut suffire à lui seul à entraîner une décision. C'est en fonction des mêmes constatations que nous avons dû attribuer une place à part aux deux tribus des Chloridées et des Bambusées, qui, par tout un ensemble de caractères de leur épiderme et de leur anatomie, sont totalement différentes du groupe des Pœoïdées, où les placent les classifications usuelles.

§ 2. — Caractères épidermiques des Chloridées.

Considérons par exemple la feuille terminale de *Chloris barbata* Sw. (Pl. XVI). La face externe du limbe présente, dans les bandes entre nervures, des cellules longues à papilles et à parois engrenées L, et, sur les nervures, des cellules siliceuses en forme de double hache S. A la face supérieure du limbe, l'axe des bandes entre nervures est occupé par un épiderme homogène de type court ol_1 , très différent des longues cellules bulliformes que l'on trouve dans cette position chez les Pœoïdées (fig. 5, Pl. XVI).

Les glumes possèdent des nervures armées d'aiguillons et sont recouvertes d'un épiderme silico-subéreux à parois engrenées passant progressivement sur leurs bords, à un épiderme homogène à cellules en biseau ol_2b . Les glumelles sont recouvertes, sur leur face externe, de cellules longues à papilles. La glumelle inférieure porte des aiguillons P_2 sur sa nervure principale et son arête, et des poils à base rétrécie P sur ses nervures latérales et la base de sa nervure médiane. La glu-

melle supérieure est garnie, sur ses deux nervures, d'aiguillons serrés présentant un aspect de palissade. Des poils bicellulaires renflés en massue B parsèment l'épiderme externe des glumes et des glumelles, dans l'espace compris entre les nervures.

L'espèce cosmopolite, *Cynodon dactylon* L., présente des caractères épidermiques semblables à ceux de *Chloris*. Les

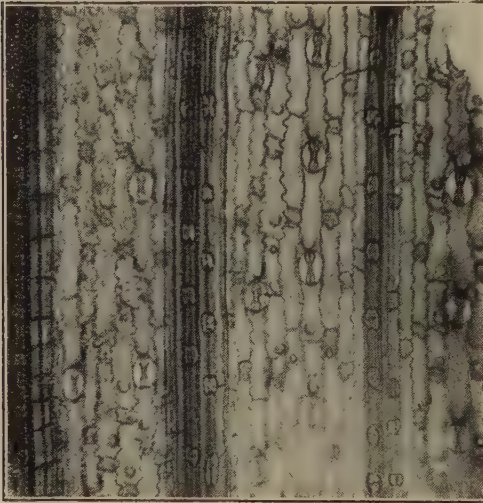


Fig. 103. — *Cynodon dactylon*. Limbe de la feuille terminale ; face externe.

cellules siliceuses des nervures ont la forme de haches bipennes ; les cellules à papilles revêtent les deux faces des limbes (fig. 103). A la face interne, l'axe des bandes entre nervures est occupé par un épiderme homogène de type court ol_1 . Les nervures sont armées de nombreux aiguillons. La gaine foliaire est recouverte, sur sa face externe, par un épiderme silico-subé-

reux engrené à nombreux stomates, à sa face interne par un épiderme homogène à parois minces ol_2 . Les glumes et les glumelles présentent sur leurs nervures de nombreux aiguillons, les bandes intermédiaires étant occupées par un épiderme silico-subéreux engrené. De nombreux poils bicellulaires, renflés en massue B, peuvent être observés, en particulier sur la face externe de la glumelle inférieure.

Nous avons retrouvé tous ces caractères sur des individus provenant des stations les plus éloignées, sur des échantillons en provenance des îles Philippines, aussi bien que sur les échantillons français.

Les mêmes caractères généraux de l'épiderme se retrouvent dans les genres *Dactyloctenium*, *Eleusine*, *Spartina*. Le genre américain *Bouteloua*, très différent des autres Chloridées

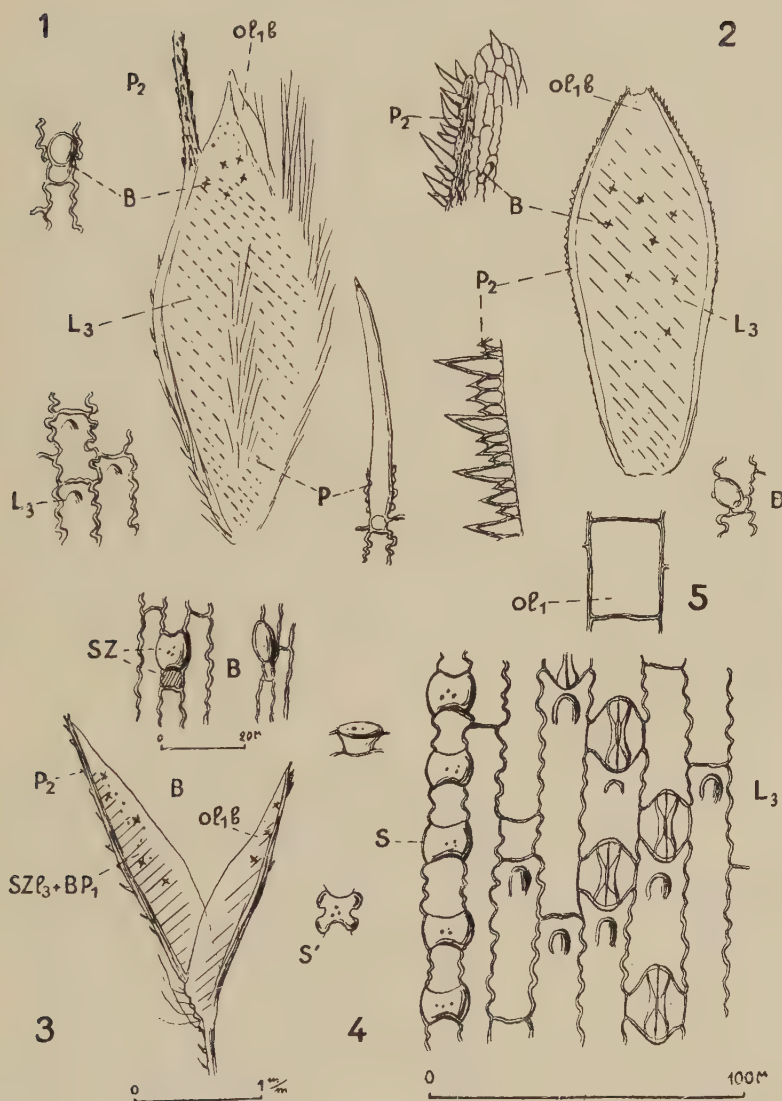


PLANCHE XVI

« *Chloris Barbata* » Sw.

Fig. 1. — Glumelle inférieure.

Fig. 2. — Glumelle supérieure.

Fig. 3. — Glumes.

Fig. 4. — Portion de la face externe du limbe de la feuille terminale, à mi-hauteur.

Les cellules à papille L sont figurées sur les schémas par des hachures interrompues ; les poils bicellulaires B, par des croix.

Fig. 5. — Une des cellules rectangulaires courtes (type ol_1) occupant l'axe des bandes entre nervures à la face supérieure du limbe et correspondant aux cellules bulliformes.

Les cellules siliceuses S sont généralement en forme de double hache ; S', cas moins fréquent : cellule en forme d'osselet.

par sa morphologie, présente aussi avec elles des différences épidermiques notables. On y retrouve cependant des poils bicellulaires, des cellules siliceuses élargies en double hache et des cellules longues portant, cette fois, de nombreuses petites verrues.

La famille des Chloridées, bien définie par ses caractères anatomiques et morphologiques, n'est donc pas moins homogène au point de vue de ses caractères épidermiques. Mais les uns comme les autres tendent à l'éloigner de l'ensemble des tribus des Pœoïdées : poils bicellulaires, cellules longues à papilles ou à verrues, cellules siliceuses étranglées, souvent en forme de double hache, files homogènes de cellules courtes occupant l'axe des bandes entre nervures, sont autant de caractères de construction des éléments épidermiques entièrement étrangers à ce que l'on observe chez les Hordées, les Festucées, les Avénées. Des particularités anatomiques : le parenchyme chlorophyllien groupé en couronne autour des faisceaux foliaires, par exemple, fournissent des arguments de même sens.

Le rapprochement établi par la classification d'Hackel entre les Chloridées et les Hordées ne repose donc que sur une apparence superficielle. Nous croyons important, au contraire, de souligner les grandes ressemblances épidermiques de la tribu des Chloridées, d'une part avec les Panicoidées, d'autre part avec le genre *Nardus* et la tribu des Bambusées.

§ 3. — Caractères épidermiques des Bambusées.

Une feuille de *Phyllostachys viridiglaucescens* montre, par exemple, une gaine recouverte, à l'extérieur, d'un épiderme silico-subéreux uniforme SZl₃, à parois extrêmement épaisses et à forte cuticule (fig. 104). Cet épiderme s'étend sans modifications, d'une part sur l'entre-nœud, d'autre part sur le pétiole et les nervures du limbe (fig. 105). Les nervures du limbe sont flanquées d'aiguillons courts et, dans les bandes intermédiaires, apparaissent des poils bicellulaires B (fig. 3 de la Pl. XX). A la face supérieure du limbe, l'axe des

bandes entre nervures est occupé, comme chez les Chloridées, par un épiderme homogène à cellules courtes et à parois épaisses ol_1 (fig. 106). La face interne de la gaine est formée de cellules longues toutes semblables ol_2 , qui se raccourcissent au niveau de la ligule. Les soies qui garnissent le sommet de la gaine sont hérissées d'aiguillons P_2 et présentent une structure analogue à celle des arêtes de glumes ou de glumelles. Chez d'autres genres : *Bambusa* par exemple, existent, en plus des éléments précédents, des cellules longues à papilles et à verrues. Les cellules siliceuses des Bambusées sont en général étalées transversalement, souvent en forme de double hache ou de crois-

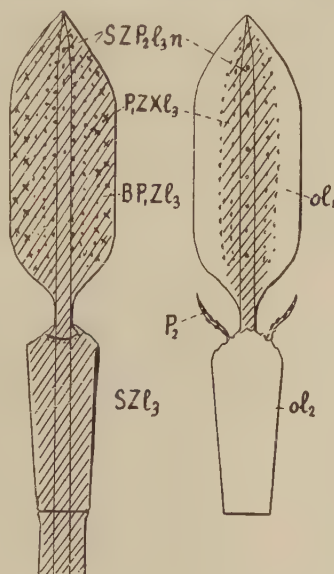


Fig. 104. — *Phyllostachys viridiglaucens*. Schéma de la distribution des épidermes sur une feuille.

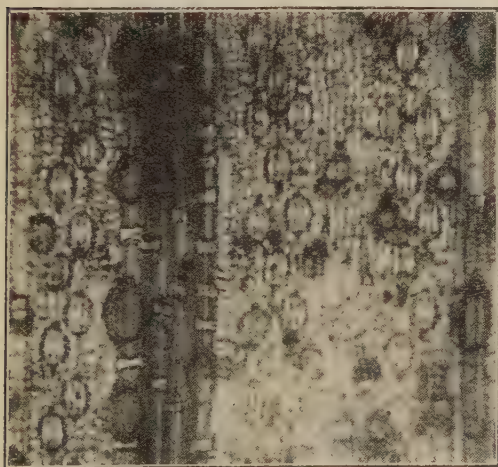


Fig. 105. — *Phyllostachys viridiglaucens*. Région moyenne du limbe ; face externe.

sant (fig. 1, n° 4). Les caractères épidermiques sont donc, dans l'ensemble, assez semblables à ceux des Chloridées et des Oryzées.

Une particularité remarquable de la topographie épidermique des Bambous mérite d'être signalée : dans les espèces que nous avons étudiées (divers *Phyllostachys*, *Bambusa*, *Arundinaria*), nous n'avons pas trouvé de

différences entre les feuilles successives d'un même chaume.

Les écailles de la base du rameau, la préfeuille bicarénée elle-même, sont tout aussi différenciées, au point de vue épidermique, que les glumes et les glumelles. La « gradation », si marquée dans les épidermes des autres Graminées, n'existe pas chez ces Bambous. Ce caractère peut être rapproché d'un autre caractère non moins important des tiges de Bambous. Alors que les chaumes des autres Graminées ont des entrenœuds de longueur progressivement croissante depuis la base

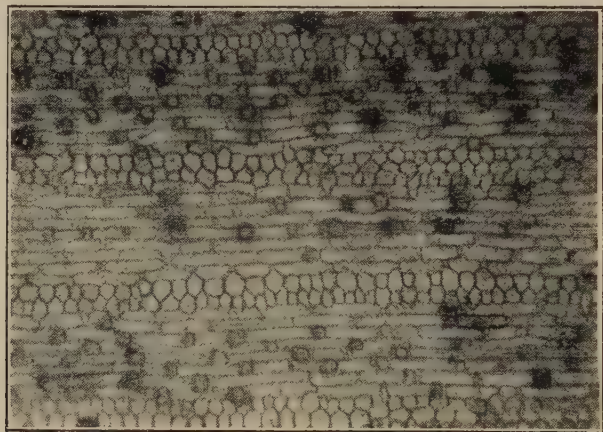


Fig. 106. — *Phyllostachys viridiglaucescens*. Région moyenne d'un limbe ; face interne. — Gross. $\times 120$.

jusqu'au sommet, les chaumes des Bambous ont des entrenœuds sensiblement égaux, avec une légère tendance à la décroissance vers le sommet. D'autre part, alors que les derniers nœuds des autres chaumes ne portent pas de bourgeons développés, tous les bourgeons des nœuds d'un Bambou se développent également. Tous ces caractères semblent liés à la même cause : l'absence d'organes floraux à l'apex du chaume de Bambou au moment de son développement. Chez les Bambous, en effet, la floraison se produit sur des rameaux latéraux qui prennent naissance en général de longues années après la consolidation de la tige principale. Au cours de leur croissance, les articles du chaume se trouvent donc tous placés dans des conditions semblables de nutrition et deviennent tous de même longueur. Chez les autres Graminées,

ainsi que nous l'avons vu, les chaumes aériens sont des hampes florales plutôt que de véritables tiges. C'est alors le rhizome qui doit être considéré comme l'homologue des tiges de Bambous. Mais le rhizome, à croissance lente, est soumis aux vicissitudes des conditions extérieures, et ses entre-nœuds prennent des développements inégaux, tandis que le chaume d'un Bambou, à croissance rapide, montre une parfaite égalité de tous les articles qui le constituent.

Les caractères épidermiques des Bambusées que nous venons de décrire sont nettement différents de ceux des Pooïdées. Ces caractères rapprocheraient plutôt les Bambous des Panicoïdées. Mais, en raison de leurs particularités anatomiques et morphologiques, il paraît préférable de les considérer comme un groupe à part, une sous-famille des Bambusoïdées, également distincte des deux autres. Les sous-tribus de la classification de Bentham et Hooker et Hackel deviennent alors quatre tribus : l'une triandre : les Arundinariées, qui produisent des caryopses ; les trois autres hexandres : les Eubambusées, portant des caryopses mous, les Dendrocalamées et les Mélocannées, des noix ou des baies.

Plusieurs des Bambous dont nous avons étudié les épidermes n'ont pu être déterminés d'une façon sûre faute d'organes floraux. Cela met en évidence l'utilité que pourrait présenter une analyse complète des épidermes de ces plantes. Hautement différenciés et, par suite, très stables, ces épidermes permettraient de compléter utilement les méthodes d'identification par l'appareil végétatif, basées jusqu'ici principalement sur l'examen des préfeuilles. (Voir Rivière, 1878.)

§ 4. — Emploi des caractères épidermiques dans la classification des Graminées.

Le rapide exposé qui précède nous a montré :

1^o Que les cas où la classification par les caractères épidermiques se trouve en contradiction avec les caractères floraux portent seulement sur deux tribus : les Chloridées et

les Bambusées, et sur quelques genres peu nombreux répartis dans les diverses tribus de Poëoïdées ;

2^o Que les caractères singuliers de l'épiderme de ces Graminées ne se présentent pas isolément, mais en général par groupes ;

3^o Que les caractères épidermiques conférant à ces Graminées une position exceptionnelle dans les subdivisions où on les place sont liés à tout un ensemble de caractères anatomiques et morphologiques, tout aussi anormaux dans les mêmes subdivisions.

Nous en concluons que ces caractères ne sont pas accidentels et dépourvus de signification profonde. Ils indiquent la possibilité de perfectionner les classifications basées sur la morphologie florale, afin de leur permettre d'exprimer plus exactement les parentés des groupes. Ils soulignent la nécessité de ne plus se contenter de classifications basées sur un ou deux caractères isolés, mais d'envisager surtout des coïncidences de caractères relatifs à des ordres d'idées différents.

Les trois sous-familles que l'on peut distinguer de cette façon présentent, au point de vue de leurs épidermes, les caractères suivants :

1^o BAMBUSOÏDÉES. — Épidermes complexes avec papilles, verrues, poils bicellulaires, très hautement différenciés en toutes leurs parties et à tous les niveaux.

Quatre tribus (sous-tribus de Bentham et Hooker, Hackel, etc.) : Arundinariées, Eubambusées, Dendrocalamées, Mélocannées.

2^o PANICOÏDÉES. — Épidermes complexes, comprenant des éléments spéciaux : cellules longues à papilles et à verrues, poils bicellulaires, poils à coussinet, des cellules siliceuses de formes compliquées : sabliers, haltères, haches bipennes, osselets ; des stomates de forme losangique ; tous ces caractères pouvant exister séparément ou simultanément.

Cette sous-famille comprend le groupe homogène : Panicées, Zoysiées, Andropogonées, Maydées, ainsi que les Oryzées et les Chloridées. L'ensemble correspond à la notion d'« herbes des Savanes », réparties dans les régions tropicales du globe.

3^o PŒOÏDÉES. — Épidermes simples, dépourvus de poils bicellulaires, de cellules longues à papilles et à verrues, de poils à coussinet. Leurs cellules siliceuses courtes sont généralement de forme simple, arrondies ou en bâtonnets ; leurs stomates sont généralement ovoïdes.

Cette sous-famille comprend essentiellement le groupe des quatre tribus : Festucées (moins quelques genres : *Eragrostis*, *Pappophorum*) ; Hordées (moins *Nardus*) ; Avénées (moins *Eriachne*) ; Agrostidées (moins *Sporobolus*, *Aristida*) ; ainsi que la tribu des Phalaridées, qui, par ses affinités avec les Oryzées, apparaît comme moins éloignée des Panicoidées que ne le sont les précédentes.

Les Pœoïdées ainsi comprises correspondent aux « herbes des prairies » et, pour partie, aux « herbes des steppes », peuplant les régions tempérées et les régions sèches du globe.

La grande tribu polymorphe des Festucées est étroitement reliée, par ses caractères épidermiques, aux Avénées et aux Hordées, qui paraissent en être de simples dépendances. Les Hordées pourraient être considérées comme des Festucées à épillets sessiles, certains genres comme *Brachypodium* et *Nardurus* faisant la transition ; les Avénées, comme des Festucées à arête dorsale genouillée, terme extrême d'une disposition qui commence à apparaître dans les *Bromus* ; le genre *Gaudinia* réunit les deux caractères.

Les caractères épidermiques que nous avons invoqués pour la distinction des tribus et groupes des tribus étaient d'une autre nature que les caractères employés dans la distinction des genres et des espèces. A l'échelle de la tribu, il convient de considérer non plus la répartition, mais l'aspect des éléments épidermiques : *structure intime* de ces éléments, ou bien *forme* caractéristique de certains éléments très fixes ; cellules siliceuses par exemple. Ce sont des caractères de construction analogues à ceux dont Vesque a montré l'importance chez les Dicotylédones (1889, p. LXII).

Une fois connu le stock de formes élémentaires dont les épidermes d'une tribu sont constitués, il devient possible de pousser plus loin l'analyse en considérant le *mode de distri-*

bution de ces éléments sur les organes. Cela fournit des précédés de distinction entre genres et espèces. Nous avons vu que, parmi les caractères de distribution, il convenait de distinguer des caractères de *répartition* des éléments différenciés et, à l'intérieur des groupes définis par les précédents, des caractères de *gradation*, les premiers s'appliquant à des groupes plus importants, genres ou sous-genres ; les autres, à des espèces, sous-espèces ou variétés.

Enfin, toutes choses égales par ailleurs, il est possible de distinguer, entre individus d'une même espèce, des différences portant sur les dimensions des cellules épidermiques ou l'état de maturation de leurs membranes. Ces caractères de *maturation* cellulaire renseignent sur les conditions de la croissance ou sur l'existence de petites variétés fixées.

Le plan de subordination des caractères que nous venons d'exposer permet de concevoir ce que pourra être une classification générale des Graminées basée sur les caractères épidermiques.

Les catégories indiquées ne doivent pas être considérées comme des cadres rigides : tel caractère apparaît comme un caractère de structure si l'on envisage un organe déterminé, qui devient un simple caractère de distribution si l'on considère l'ensemble de la plante : par exemple, l'absence de cellules à pointe courte est un caractère de structure élémentaire pour une feuille isolée d'*Agropyrum junceum*, mais un simple caractère de répartition si l'on considère, non plus seulement les feuilles, mais les bractées florales, où réapparaissent des cellules de cette nature. L'aire de distribution d'un élément déterminé peut se réduire peu à peu à travers les espèces d'un même genre, jusqu'à ne plus occuper qu'une surface très petite, ou même disparaître totalement.

Sans vouloir attribuer aux distinctions que nous avons établies la valeur de discontinuités profondes, nous les utiliserons donc comme un moyen de mettre en ordre les données relatives à l'épiderme.

Les Graminées, dans leur ensemble, se distinguent de toutes les autres familles par les caractères suivants :

Épidermes différenciés constitués par des cellules longues et des cellules courtes ; les cellules courtes comprennent des cellules à silice, des cellules subéreuses, des cellules exodermiques, ces dernières devenant, selon leur position organique et selon l'espèce considérée, des aiguillons, des crochets, des poils mono ou pluricellulaires.

Certaines familles, les Cypéracées par exemple, présentent également des épidermes munis de cellules à papilles et de concrétions siliceuses ; mais la différenciation et la variété des formes de leurs éléments restent beaucoup moindres.

A l'intérieur de la famille des Graminées, il devient possible d'envisager les relations des groupes de la façon suivante :

Les Bambusées et les Oryzées renferment les genres qui possèdent les caractères floraux, que l'on considère comme les plus primitifs, c'est-à-dire comme les plus proches des caractères des autres Monocotylédones. Ces mêmes tribus présentent dans leurs épidermes des cellules à papille rappelant celles des Cypéracées. Mais il est nécessaire de remarquer que leurs éléments épidermiques sont aussi les plus variés et les plus complexes de tous ; par conséquent les plus caractéristiques du type de la famille.

La sous-famille des Panicoïdées, la plus proche de ces formes primitives, possède encore des épidermes très complexes. Par rapport à eux, les épidermes des Pœoïdées présentent surtout des caractères négatifs : absence des poils pluricellulaires, des cellules à papilles, etc. ; aucun élément nouveau n'apparaît chez les Pœoïdées, et les seuls caractères positifs de la sous-famille s'appliquent à des variantes dans la forme des éléments qui persistent. Dans quelques Pœoïdées seulement, on peut trouver quelques vestiges isolés des éléments spéciaux si nombreux et si riches chez les Panicoïdées : papilles de certains *Poa*, poils en massue accidentellement cloisonnés chez certains *Agropyrum*.

L'évolution des épidermes chez les Graminées paraît donc s'être produite dans le sens d'une simplification progressive, orientation analogue à celle que l'on observe, dans cette même famille, à l'égard de la morphologie florale et de l'anatomie.

RÉSUMÉ GÉNÉRAL ET CONCLUSION

Les caractères épidermiques ne doivent pas être considérés comme variables sans limites en fonction du milieu. Ils ne doivent pas être regardés davantage comme des détails accidentels sans relation profonde avec la structure de la plante. En réalité, ils font partie de l'anatomie, et une étude attentive de leur diversité montre invariablement leur liaison à des groupes de caractères fondamentaux.

Nous avons montré, au moyen de quelques exemples, l'importance que peut présenter l'étude de l'épiderme dans l'analyse de l'anatomie des Graminées et dans les recherches systématiques.

§ 1. — L'Épiderme et l'anatomie.

Les cellules d'aspects très divers qui constituent l'épiderme des Graminées appartiennent à un petit nombre de catégories, se groupant en trois types principaux d'épidermes que nous avons nommés : *silico-subéreux*, *exodermique*, *homogène*.

La différenciation et la localisation de ces types d'épidermes est précoce et irréversible ; elle s'accomplit selon des dispositions constantes liées à l'anatomie générale de la plante.

Les variations considérables que subit l'épiderme sous l'influence du milieu extérieur portent surtout sur des caractères quantitatifs : variations dans l'accroissement des dimensions cellulaires, dans la vitesse de maturation des membranes. En faisant abstraction de ces modifications, nous avons établi une méthode d'étude et de représentation qualitative susceptible d'exprimer les caractères permanents de l'épiderme. Nous avons apporté des précisions à la nomenclature des

éléments et à la connaissance de leurs modes de répartition organiques et spécifiques.

Les feuilles et appendices successifs d'un chaume présentent une variation régulière de la disposition de leurs épidermes dans le sens d'une extension progressive des types d'épidermes les plus différenciés, à mesure que l'on se rapproche des fleurs. Nous avons appelé *gradation* ce dispositif, qui possède une existence très générale chez des Graminées de groupes très divers. Les différences épidermiques entre les appendices successifs semblent liées à l'influence florale, la constitution des épidermes étant fonction du stade d'évolution des ébauches sexuées au moment de leur différenciation. Elles doivent être rapprochées des différences anatomiques et morphologiques existant entre les articles successifs d'un chaume : avortement des bourgeons et des racines, variations dans l'insertion des feuilles et dans la taille du faux nœud, accroissement des dimensions des entre-nœuds et des feuilles, simplification de l'appareil vasculaire. L'étude de l'épiderme fournit un argument de plus pour assimiler le chaume entier à une inflorescence, ce qui explique sa constance et la valeur de ses caractères anatomiques et épidermiques au point de vue de la classification.

Certaines espèces présentent une *gradation forte*, c'est-à-dire que les feuilles les plus voisines de l'inflorescence sont chez elles très différentes des feuilles basales ; ce sont des espèces à caractère sénile, possédant des épidermes et des tissus très différenciés : *Agropyrum glaucum*, *Psamma arenaria*, *Avena sempervirens* par exemple.

D'autres espèces présentent une *gradation faible*, c'est-à-dire que les feuilles terminales sont chez elles peu différentes des feuilles de la base : ce sont des espèces à caractère *infantile persistant* ou *néoténiques*. Elles fructifient à un stade où elles n'ont formé que des *feuilles juvéniles*. Leurs épidermes et leurs tissus sont peu différenciés et peu robustes. Leur vie est courte, et la plante s'épuise au profit des grains. *Agropyrum orientale*, *Nardurus tenellus*, *Poa annua*, *Mibora verna*, par exemple, sont dans ce cas.

La connaissance du type de gradation d'une espèce est

intéressante au point de vue de l'étude anatomique et biologique. Elle l'est également au point de vue des distinctions systématiques.

§ 2. — L'Épiderme et la systématique.

Les caractères épidermiques utilisables dans un but systématique appartiennent à des catégories très différentes, que nous avons mises en évidence par des exemples. Ces catégories doivent être distinguées nettement au point de vue de leur nature, de leur mode d'emploi et de l'importance des groupes qu'elles sont susceptibles de définir. Leur valeur a été discutée en fonction de leur liaison aux caractères floraux et anatomiques.

A. Nous avons mis à part, en premier lieu, les caractères portant sur les *dimensions* des éléments et sur les *états de maturation* de leurs membranes. Ces caractères peuvent être intéressants et instructifs dans certains cas ; mais, comme ils sont souvent de l'ordre des variations individuelles, ou des modifications imputables au milieu, leur emploi exige une expérimentation préalable, prohibitive le plus souvent vis-à-vis des applications taxonomiques.

Les caractères fixes et spécifiques sont de deux ordres : les uns portent sur l'*aspect* des éléments, les autres sur leur *mode de distribution* à la surface de la plante.

B. Les caractères concernant l'aspect peuvent reposer sur de simples différences de *forme* entre des cellules homologues ; ils sont, le plus souvent, de l'importance des caractères de genre, exception faite des caractères relatifs à la forme des cellules siliceuses et des stomates, qui se montrent d'une grande fixité et sont susceptibles de servir de caractères de tribus.

C. D'autres caractères relatifs à l'aspect des cellules ont une importance beaucoup plus grande. Ce sont les caractères concernant la *structure*, la nature même des constituants de l'épiderme. Les *éléments spéciaux* : poils bicellulaires, poils à coussinet, cellules longues à papilles, cellules longues à verrues, peuvent définir des groupes de l'importance de la tribu ou de la sous-famille.

Une classification basée sur les caractères de structure élémentaire des épidermes se superpose, dans l'ensemble, à la classification basée sur la morphologie florale. Cette règle comporte, toutefois, des exceptions, dont nous avons fait une étude spéciale.

Nous avons constaté qu'en général les genres qui s'éloignent du reste de leur tribu par des caractères de *structure* des éléments épidermiques s'en éloignent aussi par des caractères anatomiques fondamentaux : par exemple, le genre *Nardus* s'éloigne, par tous ses caractères, de la tribu des Hordées ; le genre *Eragrostis*, de la tribu des Festucées.

La même constatation peut être faite pour certaines tribus dans le cadre de la sous-famille. Les Chloridées et les Bambusées s'éloignent, par tout un ensemble de caractères, de la sous-famille des Pœoïdées, où les place la classification usuelle.

Après avoir discuté ainsi quelques cas exceptionnels, il devient possible de définir par des caractères épidermiques deux groupes de Graminées, l'un correspondant à peu près à la sous-famille des *Panicoïdées* :

Panicées, Andropogonées, Zoysiées, Maydées, Oryzées, Chloridées ;

L'autre à la sous-famille des *Pœoïdées* :

Festucées, Hordées, Avenées, Agrostidées.

La tribu des *Bambusées*, nettement distincte de toutes les autres par une série de caractères, se rapproche, au point de vue épidermique, du premier de ces groupes ; au point de vue floral, du second. Elle doit être considérée comme une sous-famille indépendante.

Les différences de forme ou de structure des éléments sont souvent insuffisantes pour permettre d'établir des distinctions entre deux espèces ou deux genres voisins. Les caractères tirés du *mode de distribution* des éléments fournissent alors de nouveaux procédés de discrimination.

L'étude du genre *Agropyrum* nous a permis de mettre en évidence deux catégories différentes de caractères de distribution : les uns concernent le mode de répartition des éléments différenciés les uns par rapport aux autres (caractères de

répartition élémentaire), les autres concernent l'extension totale des épidermes différenciés sur les appendices du chaume (caractères de *gradation*).

D. Les caractères de répartition élémentaire ne sont pas liés directement à la biologie de la plante ; ils échappent donc plus que les autres aux variations. Nous avons remarqué leur coïncidence avec des caractères anatomiques importants, définissant les genres ou, tout au moins, les groupes d'espèces. Ils nous ont permis de grouper les espèces françaises du sous-genre *Euagropyrum* en trois sections : *Juncea*, *Repentia* et *Intermedia*. Le même travail d'analyse, exécuté dans la tribu des Hordées, nous a permis de montrer d'étroites affinités épidermiques entre les *Agropyrum* de la section *Intermedia* et les genres *Triticum* et *Ægilops*. Cette constatation cadre bien avec le polymorphisme de la section *Intermedia*, parallèle à celui des deux autres genres.

E. A l'intérieur des groupes présentant un même type de répartition élémentaire, nous avons relevé des variations portant sur l'extension totale des épidermes différenciés sur les feuilles successives du chaume.

Ces caractères, que nous avons nommés caractères de *gradation*, sont souvent liés au mode de vie de la plante. Ils permettent de distinguer des espèces voisines ou bien des variétés à l'intérieur d'une même espèce et peuvent être facilement reconnus par l'examen de la feuille terminale seule, les feuilles basales étant toujours peu différenciées.

Les diverses subdivisions du genre *Agropyrum* se montrent à ce point de vue inégalement riches en formes représentatives. Le sous-genre *Rouxia* et la section *Juncea* sont relativement simples. Le sous-genre *Goulardia* et la section *Repentia* présentent en France des variétés nombreuses, qui ne semblent pas mériter le nom d'espèces, alors que leurs variations sont plus considérables en Asie et en Amérique. Le sous-genre *Eremopyrum* et la section *Intermedia*, beaucoup plus polymorphes dans nos régions, offrent des divergences considérables de gradation épidermique entre leurs espèces extrêmes.

Nous avons relevé de grands écarts de gradation entre les espèces des genres *Agropyrum*, *Triticum*, *Hordeum*, *Avena*,

Poa, etc. Ces écarts se répètent parallèlement dans les divers genres et correspondent à un ensemble de variations anatomiques et biologiques parallèles.

En résumé, il existe une véritable hiérarchie entre les diverses catégories de caractères épidermiques : caractères de dimension et de maturation, caractères de forme et de structure élémentaires, caractères de répartition élémentaire et de gradation. Les uns peuvent servir à distinguer de grands groupes, différents par un ensemble de particularités anatomiques et morphologiques ; d'autres définissent des groupes plus restreints ; d'autres enfin, de simples formes liées à la station ou à l'époque de croissance.

Les notions que nous avons exposées ne doivent pas être considérées comme cadre rigide, mais comme un moyen de mettre en ordre et d'employer correctement les données relatives aux caractères épidermiques. Nous pouvons les résumer dans le tableau suivant, qui indique l'ordre de grandeur des groupes systématiques susceptibles d'être définis, en général, par chaque catégorie de caractères.

Nature des caractères épidermiques.	Importance des groupes définis par ces caractères.
1^{re} catégorie : caractères relatifs à la MATURATION des cellules.	{ Dimensions des cellules Épaisseur .. Ondulations. Incrustation. } des membranes } Formes stationnelles ou variétés.
2^e catégorie : caractères relatifs à l'ASPECT des éléments (forme élémentaire, structure élémentaire).	{ <i>Forme.</i> { des cellules exodermiques. des cellules siliceuses ... des stomates <i>Structure.</i> { Éléments spéciaux : poils bicellulaires, cellules longues à papilles, à ver- rues, etc } } Genre. Tribu ou groupe de tribus. } Tribu ou groupe de tribus.
3^e catégorie : caractères relatifs à la DISTRIBUTION des éléments.	{ Mode de répartition des éléments différenciés (<i>répartition élémentaire</i>) Extension totale des épidermes différenciés (<i>gradation</i>) } } Genre, sous-genre ou section. } Espèce ou variété.

CONCLUSION

Nous avons démontré que l'organisation régulière et constante des épidermes peut servir de base à l'établissement de caractères spécifiques aussi importants et aussi variés que les caractères basés sur l'anatomie des tissus profonds. Étant donnée l'existence préalable d'une classification établie sur la morphologie florale, ces caractères permettent des ajustements de détail et apportent des éléments de décision dans la discussion de certains cas douteux. L'étude de préparations d'épidermes est donc une méthode de travail aussi féconde que l'examen de coupes anatomiques, et la connaissance des types de topographie épidermique est un complément indispensable de l'anatomie comparée.

Dans la famille des Graminées, l'étude des épidermes nous a fourni des résultats d'une grande netteté, en raison de la diversité des éléments constituant de l'épiderme et de la variété des dispositions qu'ils affectent sur la plante. Ces particularités rendent possible l'établissement d'une méthode d'étude et de description, faisant abstraction des variations quantitatives des cellules. Nous avons mis en évidence l'existence d'une série de caractères *qualitatifs* constants, dont nous avons discuté la valeur en fonction de leur liaison à des caractères anatomiques et floraux. Il nous a été possible, par suite, de dégager une véritable hiérarchie de ces caractères, selon l'importance des groupes systématiques qu'ils sont susceptibles de définir.

Nous avons montré comment il était possible de concevoir l'évolution simplificatrice des Graminées, depuis les Bambusées et les Panicoïdées jusqu'aux Pœoïdées. Nous avons mis en évidence, à l'intérieur des groupes plus restreints : tribus, genres, espèces, des variations sensibles, non plus dans la structure des éléments épidermiques, mais dans certains de leurs caractères de répartition. Les plus fréquents opposent

à des formes fortement différenciées des formes fructifiant à l'état juvénile, caractère aisément observable d'après la structure de l'épiderme. Ces formes, des Péroïdées surtout, rapidement et totalement épuisées au profit des grains, sont les plus intéressantes au point de vue des applications agricoles.

D'autres familles peuvent être analysées au moyen des mêmes méthodes : les Cypéracées possèdent des cellules à papilles et des concrétions siliceuses présentant des modes de répartition constants. La distribution des poils, des appareils sécréteurs épidermiques ou sous-épidermiques, peut être utilisée dans l'étude systématique de plusieurs familles de Dicotylédones, et suivie par le moyen de préparations et de schémas analogues à ceux qui nous ont servi pour l'étude des Graminées.

Chaque groupe possède ses traits particuliers : tel caractère qui nous a servi à analyser le genre *Agropyrum* se révèle dans d'autres genres : *Hordeum*, *Triticum*, *Ægilops*, trop uniforme pour permettre l'établissement de distinctions spécifiques. Il convient, au début de chaque étude, de rechercher les « caractères sensibles », qui présentent une diversité suffisante à l'intérieur du genre considéré. De même chaque famille possède, dans son appareil végétatif, des caractères de l'une ou l'autre catégorie assez variés pour compléter l'analyse systématique de ses caractères floraux. L'épiderme est capable, dans bien des cas, de fournir les éléments nécessaires à cette recherche.

L'emploi des caractères épidermiques n'était possible qu'à la condition d'établir une méthode de notation simple et pratique permettant de comparer rapidement les dispositions spécifiques. L'expérience nous a conduit peu à peu à dégager les meilleurs procédés de représentation, et nous avons trouvé dans leur emploi des avantages comparables à ceux qu'a apportés l'introduction des formules dans le domaine de la Chimie. Quelques schémas et quelques signes permettent de remplacer de longues pages de description. Ces procédés, encore imparfaits, seront perfectionnés et corrigés par l'usage, et les descriptions qu'ils permettent acquerront une précision

de plus en plus grande lorsque les documents réunis seront plus nombreux.

L'intérêt de l'étude des épidermes n'est pas limité au champ de l'anatomie et de la systématique. Cette étude est susceptible de fournir des indications sur le régime des échanges de la plante et sur ses modifications en fonction du milieu, d'apporter des éléments nouveaux dans la fixation des limites respectives de l'hérédité et de la variation. Ces considérations n'ont pas été développées au cours de l'exposé précédent, car leur discussion exigeait une longue expérimentation et l'établissement préalable d'un inventaire anatomique et systématique complet des structures étudiées.

Toute la biologie des Graminées est dominée par un problème : l'équilibre entre la rapidité de maturation des tissus et la vitesse de déboîtement de ces tissus hors de la protection des pièces déjà consolidées. Les stades d'évolution de l'épiderme peuvent fournir le meilleur instrument de comparaison pour suivre les modifications de cet équilibre et expliquer les possibilités de croissance de la plante dans les diverses stations.

L'analyse des structures épidermiques ne doit pas être considérée comme s'opposant aux autres méthodes d'investigation systématique ou les remplaçant, mais, bien au contraire, comme les complétant et les renforçant. Les données qu'elle procure, loin de se trouver en contradiction avec les données anatomiques et morphologiques, coïncident avec elles dans leurs grandes lignes, apportant seulement une précision et une sécurité plus grande aux conclusions que l'on en peut tirer.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- AMBRONN (H.). — 1884. Ueber Poren in den Aussenwänden der Epidermiszellen Pringsh, t. XIV, p. 82.
- ARBER (Mrs.). — 1923. Leaves of the Graminæ (*Bot. Gaz.*, p. 374).
- ASCHERSON (P.) et GRÆBNER (P.). — 1902. *Synopsis der Mitteleuropaischen Flora*, t. II, 1^{re} partie, Leipzig.
- ATHANASSOF (A.). — 1928. Anatomie et maturation des chaumes d'un pied de Blé (*Ann. Sc. Nat.*, 10^e série, t. X, p. 1).
- BAILLON. — 1894. Histoire des plantes, t. XII, Paris.
- BARY (A. DE). — 1871. Ueber die Wachsüberzüge der Epidermis (*Bot. Ztg.*, t. XXIX, n° 9, p. 128).
- BENTHAM et HOOKER. — 1882. *Genera plantarum*, t. III, 2^e partie, p. 1074.
- BLARINGHEM (L.). — 1910. L'amélioration des Crus d'Orge, Paris.
- 1914. Valeur spécifique des divers groupements de Blé (*Triticum*) (*Mém. du Lab. Biol. Agr. de l'Inst. Past.*, mém. 2).
- 1924. Sur un nouvel hybride, fertile, de Blé Poulard (*Trit. turgidum* L.) et de Seigle (*Secale cereale* L.) (*Bull. Soc. Bot. France*, t. LXXI, p. 1158).
- 1926. Nouvel hybride autofécond d'*Ægilops* et de Blé (*Bull. Soc. Bot. France*, t. LXXIII, p. 693).
- BLARINGHEM (L.) et MIÈGE (E.). — 1914. Étude anatomique des pailles de Blés (*Mém. du Lab. de Biologie agricole de l'Institut Pasteur*).
- BOISSIER. — 1884. *Flora Orientalis*, sive enumeratio plantarum in Oriente, in Græcia et Ægypto ad Indiæ fines. Genève.
- BONNIER (G.). — 1875. Influence de la lumière électrique continue sur la forme et la structure des plantes (*Rev. Gén. Bot.*, t. VII, p. 332).
- BRIQUET (J.). — 1930. Recueil synoptique des documents destinés à servir de base aux débats de la sous-section de nomenclature du V^e Congrès international de botanique (Cambridge, 1930). Berlin.
- BRONGNIART (A.). — 1834. Nouvelles recherches sur la structure de l'épiderme des végétaux (*Ann. Sc. Nat., Bot.*, 2^e série, t. I, p. 65).
- BUGNON (P.). — 1921. La feuille chez les Graminées. Thèse de doctorat, Paris-Caen.
- 1924. Sur les homologues de la feuille chez les Graminées (*Bull. Soc. bot. Fr.*, t. LXXI, p. 246).
- CHATIN. — 1840. Thèse pharm. Paris : Anatomie comparée végétale appliquée à la classification. Traduction de l'organisation intérieure ou des parties cachées des végétaux par celles placées à leur surface.
- CHRISTIANSEN-WENIGER. — 1927. Der anatomische Blattbau und der Entwicklungsrythmus einiger Weizensorten und Untersuchungen über ihre Modifizierbarkeit (*Ztschr. ind. Abst. u. Vererbungslehre*, I. Suppl., p. 531; *Verhandlung v. internat. Kongress Vererbungswiss.*).

- COSTANTIN (M.-J.). — 1883. Étude comparée des tiges aériennes et souterraines des Dicotylédones (*Ann. Sc. Nat., Bot.*, 6^e série, t. XVI).
- 1885. Épiderme des végétaux aquatiques (*Bull. Soc. Bot.*, p. 82).
- 1886. Études sur les feuilles des plantes aquatiques (*Ann. Sc. Nat., Bot.*, 7^e série, t. III, p. 94).
- COSTE (Abbé H.). — 1906. Flore descriptive et illustrée de la France, de la Corse et des contrées limitrophes, t. III, p. 520. Graminées. Paris.
- COULON (J. DE). — 1923. *Nardus Stricta*. Étude physiologique, anatomique et embryologique (*Mém. Soc. Vaud. Sc. Nat. Lausanne*, n° 6, p. 245).
- DAGUILLON (Aug.). — 1902. Observations sur la distribution des poils à la surface de la tige chez quelques espèces herbacées (*R. G. B.*, t. XIV, p. 289).
- DEVAUX (H.). — 1889. Du mécanisme des échanges gazeux dans les plantes aquatiques submergées (*Ann. Sc. Nat., Bot.*, 1^e série, t. IX, p. 35).
- 1891. Étude expérimentale sur l'aération des tissus massifs. Introduction à l'étude du mécanisme des échanges gazeux chez les plantes aériennes (*Ann. Sc. Nat.*, t. XIV, p. 297).
- 1900. Recherches sur les lenticelles. Étude sur les conditions physiologiques de l'accroissement et de la différenciation de la cellule et des tissus (*Ann. Sc. Nat.*, t. XII, p. 1).
- DOULIOT (H.). — 1891. Recherches sur la croissance terminale de la tige et de la feuille chez les Graminées (*Ann. Sc. Nat., Bot.*, 7^e série, t. XIII, p. 93).
- DURAND (Th.). — 1888. Index Generum Phanerogamorum, Bruxelles.
- DUVAL-JOUVE (J.). — 1865. Variations parallèles des types congénères (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, t. XII, p. 196).
- 1869. Étude anatomique de quelques Graminées et en particulier des *Agropyrum* de l'Hérault (*Mém. Ac. Sc. L. Montpellier*).
- 1870. Comparaisons histotaxiques (*Mém. Ac. Sc. L. Montpellier*).
- 1871. Étude anatomique sur l'arête des Graminées (*Mém. Ac. Sc. et L. Montpellier*, t. VIII).
- 1872. Sur une forme des cellules épidermiques qui paraissent propres aux Cypéracées (*Mém. Ac. Sc. L. Montpellier*, t. VIII, p. 227).
- 1875. Histotaxie des feuilles des Graminées (*Ann. Sc. Nat., Bot.*, 6^e série, t. I, p. 294).
- EIG (A.). — 1929. Monographisch. Kritische Uebersicht der Gattung *Ægilops* (in *Repertorium specierum novarum regni vegetabilis*, t. LV, Dahlem).
- FROHNMEYER (M.). — 1913-1914. Die Entstehung und Ausbildung der Kieselzellen bei Gramineen (*Bibl. Bot.*, Heft 86).
- GENEAU DE LAMARLIÈRE (L.). — 1903 a. Recherches sur quelques réactions des membranes lignifiées (*Rev. gén. Bot.*, t. V, p. 149).
- 1903 b. Sur la présence dans certaines membranes cellulaires d'une substance à réaction aldéhydrique (*Bull. Soc. Bot. France*, p. 268).
- 1906 a. Sur les membranes cutinisées des plantes aquatiques (*Rev. gén. bot.*, t. XVIII, p. 289).
- 1906 b. Sur l'épiderme des plantes aériennes (*Rev. gén. bot.*, t. XVIII, p. 372).
- GRENIER (M.) et GODRON (M.). — 1855-1856. Flore de France, Besançon, t. III, p. 433. Graminées.
- GROB (A.). — 1896-1897. Beiträge zur Anatomie der Epidermis der Gramineenblätter (*Bibliotheca Botanica*, t. VII, Heft 36, p. 1).

- GUNTZ (H. E. M.). — 1886. Untersuchungen über die anatomische Struktur der Gramineenblätter in ihrer Verhältnis zu Standort und Klima (Inaug. Diss., Leipzig).
- HACKEL (E.). — 1882. *Monographia Festucarum Europæum* Kassel u. Berlin.
- 1887. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Gramineæ. (in Engler Prantl, Leipzig).
- HEGI (G.). — 1906. *Illustrierte Flora von Mittel-Europa*, Munich.
- HEINEMANN (K.). — 1926. Beitr. zur Kenntniss der Oberhaut am Maisstengel (*Beih. Bot. Central.*, t. XLII, p. 111).
- HOHENAUER (F.). — 1893. Vergleichend anatomische Untersuchungen über den Bau des Stammes bei den Gramineen (*Verh. Zool. Bot. Ges. Wien*, t. XLIII, p. 552).
- HOHNEL (E. V.). — 1875. Ueber eine eigentümliche Verbindung des Hypodermis mit der Epidermis. Aus: F. Haberlandts *Wiss. U. prakt. Unters. aus dem Gebiet des Pflanzenbau* I. Wien.
- HOLM (TH.). — 1891. *Study anatomical on Graminæ* (*Bot. Gaz.*).
- HOOKE et JACKSON. — 1895. *Index Kewensis*. Oxford. (et supplém.).
- HUSNOT (P.). — 1896-1899. *Graminées*.
- KIRCHNER, LÖEW, SCHROTER, WANGERIN. — 1908, 1909, 1912. *Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropa*, [Bd I., Abt. 2, Bogen 1-6, 7-12 et 13-18, Lief 8, 11, 15 Stuttgart.
- KUSTER (E.). — 1897. Ueber Kieselablagerungen im Pflanzenkörper (*Ber. deutsch. bot. Ges.*, t. XV, p. 136).
- KUNTH. — 1829. *Revision des Graminées*, Paris.
- 1833. *Enumeratio plantarum*, t. I.
- LEMAIRE (A.). — 1883. De la lignification de quelques membranes épidermiques (*Ann. Sc. Nat., Bot.*, 6^e série, t. XV, p. 297).
- LINNÉ (C.). — 1798. *Systema vegetabilium*, 15^e édition, Paris.
- LINSBAUER. — 1930. *Handbuch der Pflanzenanatomie*, t. IV. Epidermis, Berlin.
- LOHAUSS (K.). — 1905. Der anatomische Bau der Laubbl. der Festucac. und dessen Bedeutung für die Systematik (*Bibliotheca botanica*, Heft 63).
- MANGIN (L.). — 1888. Sur les réactifs iodés de la cellulose (*Bull. Soc. Bot.*, p. 421).
- 1893. Sur l'emploi du rouge de ruthénium en anatomie végétale (*Comptes rendus Acad. Sc.*, t. CXVI, p. 653).
- MER (E.). — 1882. Influence de l'hérédité et du milieu sur la forme et la structure des plantes.
- 1883. De la végétation à l'air des plantes aquatiques (*C. R. Ac. Sc.*, t. XCIV, p. 175).
- MIEHE (H.). — Histologische und experimentelle Untersuchungen über die Anlage der Spaltöffnungen einiger Monocotyledonen (*Bot. Cent.*, t. LXXXVIII, p. 321).
- MOLISCH (H.). — 1918. Ueber Riesenkieselkörper im Blatte von *Arundo Donax* (*Ber. der deutsch. bot. Ges.*, t. XXXV, p. 99).
- 1923. Mikrochemie der Pflanzen, Iéna.
- MOLLIARD (M.). — 1904. Sur une des conditions de développement du tissu bulliforme chez les Graminées (*Bull. Soc. Bot.*, t. LI, p. 76).
- 1904. Structure de quelques tylenchocécidies foliaires (*Bull. Soc. Bot.*, t. LI: Session extraordinaire, Paris, p. ci).

- PALISOT DE BEAUVOIS. — 1812. Essai d'une nouvelle Agrostographie, Paris, 130 pages, 25 planches.
- PARLATORE. — 1850. *Flora italiana*, t. I, Florence, 568 pages.
- PEE LAEY (E.). — 1898. Étude anatomique de la feuille des Graminées de la France (*Ann. Sc. nat., Bot.*, t. VIII, p. 227).
- PERCIVAL (J.). — 1921. The wheat plant A monograph, London, p. 53 et suiv.
- PFEIFFER (H.). — 1921. Die Kegelzellen innerhalb der Gefassbündelscheide bei *Cladium Mariscus* (*R. Br. Beih. Bot. Centrabl.*, XXXVIII, H. 1, p. 401).
- 1922. Der heutige Stand unserer Kenntniss von den Kelgelzellen der Cyperaceen. (*Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, t. XXXIX, p. 353).
- 1926. Aus der Entwicklungsgeschichte der Kelgelzellen der Cyperaceen (*Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, t. XLIII, p. 26).
- 1927. Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Cyperaceen (*Beih. Bot. Centrabl.*, t. XLIV, H. 1, p. 90).
- PFITZER (E.). — 1869-1870. Beiträge zur Kenntniss der Hautgewebe der Pflanzen. (*Pringsh. Jahrb. f. W. Bot.*, t. VII, p. 353).
- 1872 a. Ueber die mehrschichtige Epidermis und das Hypoderma (*Pringsh. Jahrb. f. Wiss. Bot.*, t. VIII, p. 16).
- POST (G.) (Rev.). — 1883. Flora of Syria, Palestine and Sinai. Beyrouth.
- POTONIE (H.). — 1886. Entwicklung der Leitbündel Anastomosen in den Laubblätter von *Zea Mays* (*Ber. der deutsch. bot. Ges.*, t. IV, p. 110).
- RAUNKIAER (C.). — 1926. Om danske Agropyrum Arter. (*Botanisk. Tidsskrift. Copenh.*, Bd. XXXIX, H. 5, p. 329).
- RIVIÈRE. — 1878. Les Bambous.
- ROSLER. — 1928. Histologische Studien am Vegetationspunkt von *Triticum vulgare* (*Zeitschrift für wissenschaftliche Biologie*, Abt. E, Planta, t. V, p. 28).
- ROUY. — 1913. Flore de France, t. XIV, Paris.
- 1927. Conspectus de la Flore de France, p. 276, ord. CVI. Graminées.
- ROYER. — 1881. Flore de la Côte-d'Or, Paris.
- SAINT-YVES. — 1927. Tentamen claves analyticae Festucarum Veteris orbis, Rennes (*Rev. Bret. Bot.*, n° 2). — 1931. Contribution à l'étude des *Avena*, sect. *Avenastrum* (*Candollea*, IV, p. 353), Genève.
- SAUVAGEAU (C.). — 1891. Sur les feuilles de quelques Monocotylédones aquatiques (*Ann. Sc. nat., Bot.*, 7^e série, t. XIII, p. 103).
- SCHENCK (H.). — 1884 a. Untersuchungen über die Bildung von centrifugalen Wandverdickungen an Pflanzenhaaren und Epidermen [Inaug. Diss. Erlangen (Bonn)].
- 1884 b. Ueber Strukturänderung submers. vegetieren der Landpflanzen (*Ber. deutsch. bot. Ges.*, t. II, p. 481).
- 1886. Vergleichende Anatomie der Submersen Gewächse (*Bibl. Bot.*, H. 1).
- TSCHIRCH (A.). — 1881. Ueber einige Beziehungen des anatomischen Baues der Assimilations-organe zu Klima und Standort mit spez-Berücksichtigung des Spaltöffnungs-apparates. *Linnæa*, III, p. 139).
- 1882. Beiträge zur Anatomie und den Einrollungsmechanismen einiger Grasblätter (*Jahr. f. wiss. Bot.*, t. XIII, p. 544).
- TUNMANN. — 1913. Pflanzenmikrochemie, Berlin.
- VESQUE (M.-J.). — 1881-1883. L'anatomie des tissus appliquée à la classi-

- fication des plantes (*Nouv. Arch. Mus. d'Hist. Nat.*, mém. I, 4^e série, p. 1 ; mém. II, 5^e série, p. 291).
- VESQUE (M.-J.). — 1882. L'espèce végétale considérée au point de vue de l'anatomie comparée (*Ann. Sc. Nat.*, t. VI, 13, p. 5).
- 1883. Sur le rôle physiologique des ondulations des parois latérales de l'épiderme (*C. R. Acad. Sc.*, t. XCVII, p. 201).
- 1889. De l'emploi des caractères anatomiques dans la classification des végétaux (*Bull. Soc. bot.*, p. 51).
- VAN TIEGHEM (PH.). — 1872. Observations anatomiques sur le cotylédon des Graminées (*Ann. Sc. nat., Bot.*, t. XV, p. 237) ; Les canaux sécréteurs des Plantes (*Ann. Sc. nat., Bot.*, t. XVI, p. 96).
- 1897. Morphologie de l'embryon et de la plantule chez les Graminées et chez les Cypéracées.
- WESTERMAIER (M.). — 1882. Ueber den Bau und die Funktion des pflanzlichen Hautgewebesystems. (*Sitzber. Preuss. Akad. Wiss.*, p. 837).
- 1884. Ueber den Bau und die Funktion des pflanzlichen Hautgewebesystems (*Jahrb. f. Wiss. Bot.*, t. XIV, p. 43).
- WESTERMEIER KURT. — 1926. Der Bau der Spaltöffnung sowie. Epidermiszellen und ihre Beziehungen zu den Eigenschaften der Pflanzen (*Landw. Jahrb.*, t. LXIV, p. 457).
- WIESNER (J.). — 1871. Beobachtungen über di Wachsüberzüge der Epiderm. (*Bot. Ztg.*, t. XXIX, p. 769).
- WILLE (FR.). — 1917. Anatomisch-physiologische Untersuchungen am Gramineenrhizom (*Beit. Bot. Cent.*, t. XXXIII, H. 1, p. 1).
- WISSELINGH (VAN C.). — 1924. Die Zellmembran, Bd. III, Lief II, (in *Linsbauer Handbuch der Pflanzenanatomie*, Berlin).
-

LÉGENDE DES PLANCHES

PLANCHE XVII

- Fig. 1. — Orge *Prinzess*. Région moyenne du limbe de la feuille terminale; face interne. — Gross. $\times 120$.
 Fig. 2. — Orge *Prinzess*. Région moyenne du limbe de la feuille terminale; face externe. — Gross. $\times 120$.
 Fig. 3. — Orge *Prinzess*. Région moyenne de la gaine de la feuille terminale; face interne. — Gross. $\times 120$.
 Fig. 4. — *Ægilops ventricosa*. Gaine de la feuille terminale; face interne; cellules à crochets disposées par paires: P_1P_1 , ou jumelées avec des stomates: P_1X . — Gross. $\times 250$.

PLANCHE XVIII

- Fig. 1. — *Ægilops ovata*. Face interne de la glumelle inférieure: épiderme de type P_1L_2 . — Gross. $\times 120$.
 Fig. 2. — *Triticum monococcum*. Sommet d'une glume; face externe; bords membraneux ol_2b ; files de stomates X et d'aiguillons P_2 se prolongeant sur l'arête. — Gross. $\times 8$.
 Fig. 3. — *Ægilops ventricosa* $\times$ *Triticum turgidum*. Limbe de la feuille terminale; face externe; cellules à pointe courte P_0 . — Gross. $\times 120$.
 Fig. 4. — *Ægilops triunciale*. Bords du limbe de la feuille terminale; face externe; cellules à pointe courte P_0 . — Gross. $\times 250$.

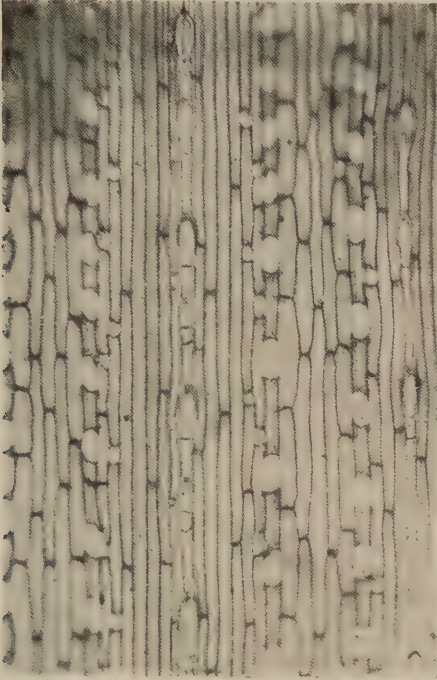
PLANCHE XIX

- Fig. 1. — *Eragrostis minor*. Face externe de la gaine; poils à coussinets P' ; coloration au rouge de ruthénium. — Gross. $\times 120$.
 Fig. 2. — *Holcus mollis*. Fleur; glumes et glumelles. — Gross. $\times 40$.
 Fig. 3. — *Paspalum racemosum*. Glume; papilles disposées en crête. — Gross. $\times 120$.
 Fig. 4. — *Glyceria fluitans*. Face externe du limbe d'une feuille aérienne. — Gross. $\times 100$. — Cellules à papilles et aiguillons.

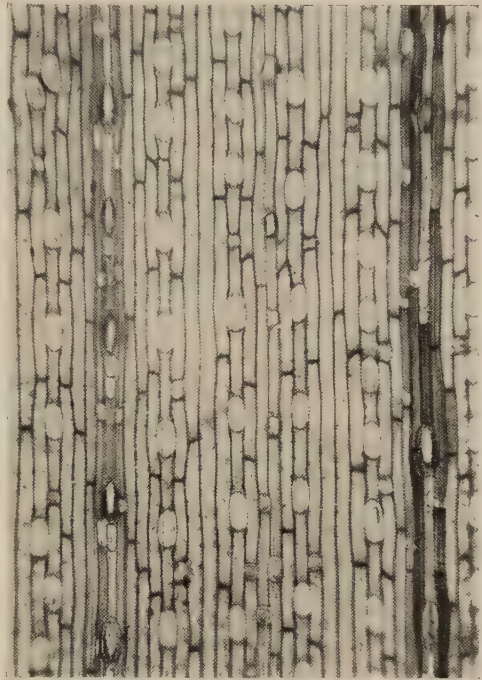
PLANCHE XX

- Fig. 1. — *Oryza sativa*. Face externe de la gaine de la feuille terminale. Poils bicellulaires B. — Gross. $\times 120$.
 Fig. 2. — *Coix lacryma*. Face externe d'une bractée. — Gross. $\times 120$.
 Fig. 3. — *Phyllostachys viridiglaucescens*. Face externe du limbe; poils bicellulaires B. — Gross. $\times 250$.
 Fig. 4. — *Eragrostis pilosa*. Face externe du limbe de la feuille terminale. — Gross. $\times 240$.

1

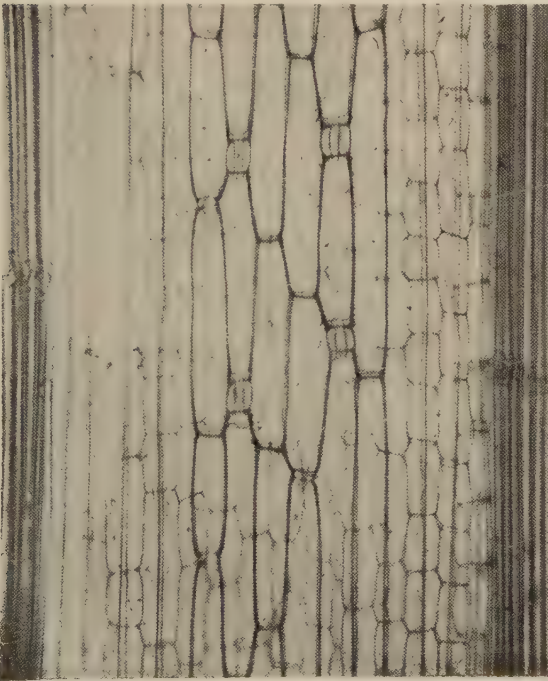


2

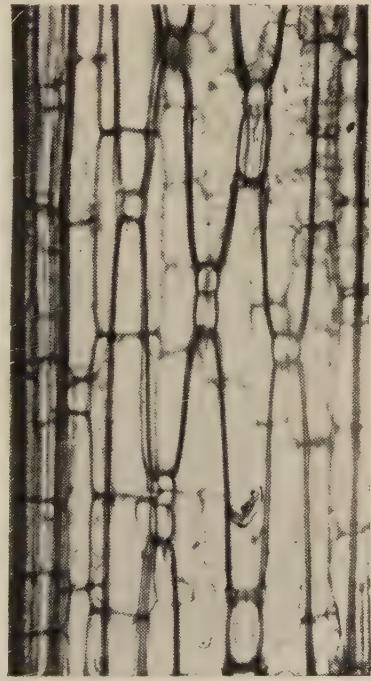


P₂

3



4



P₁X

P₁P₁

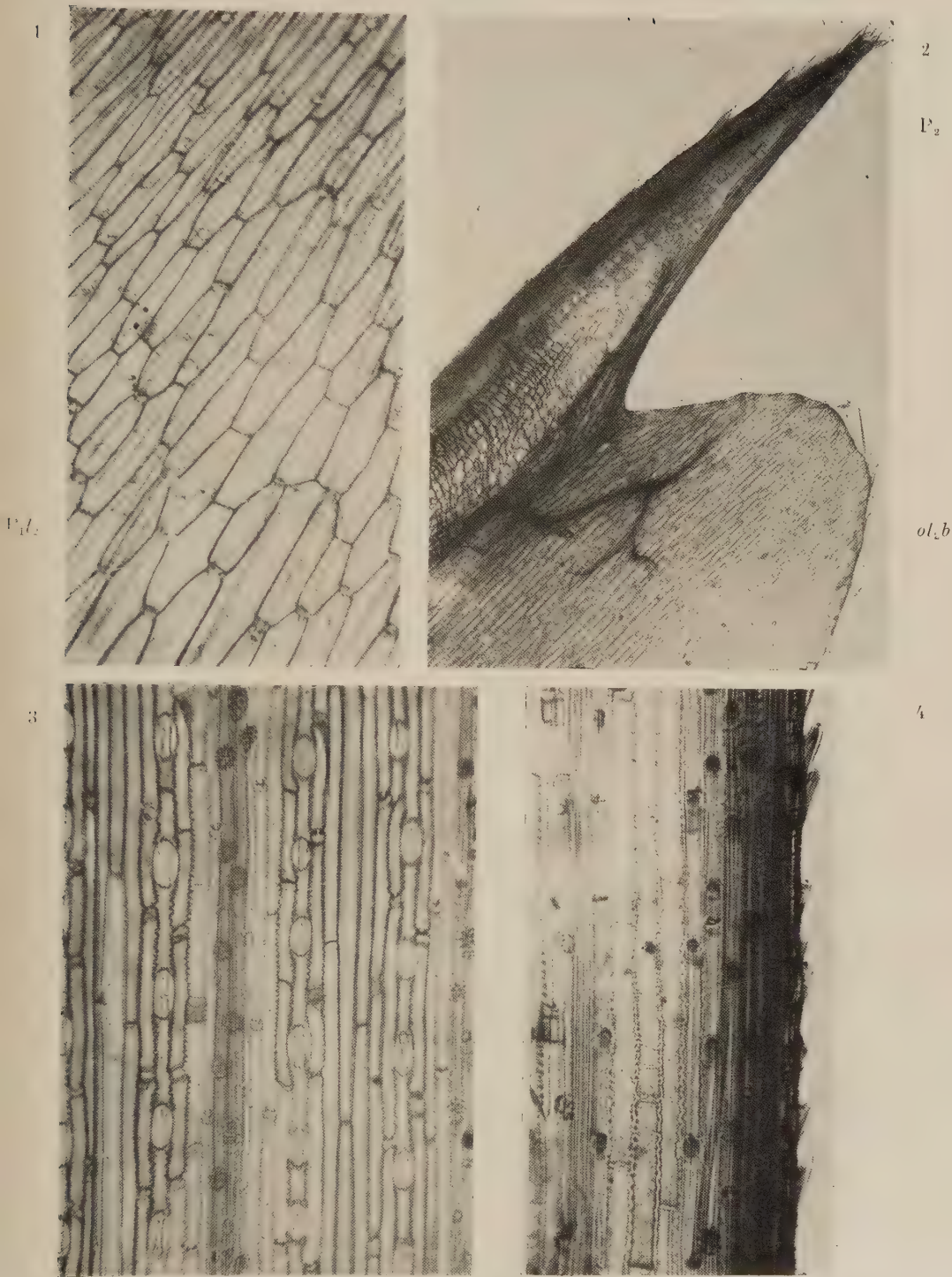
X

P₁

ÉPIDERME DES GRAMINÉES

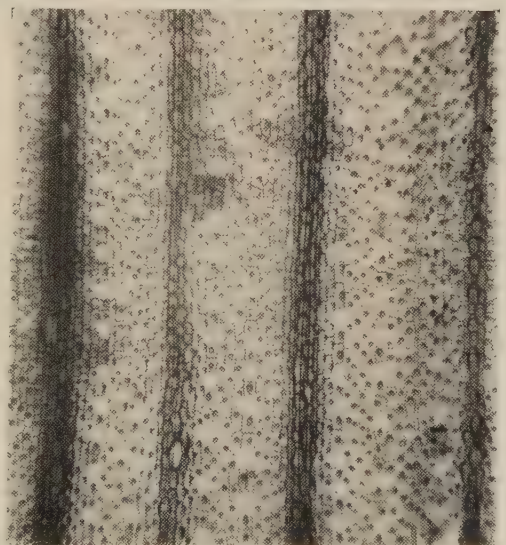
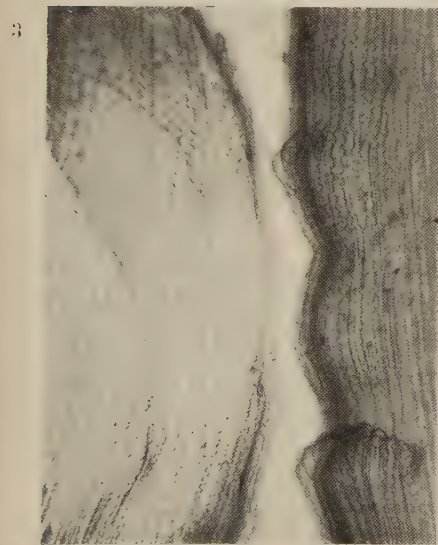
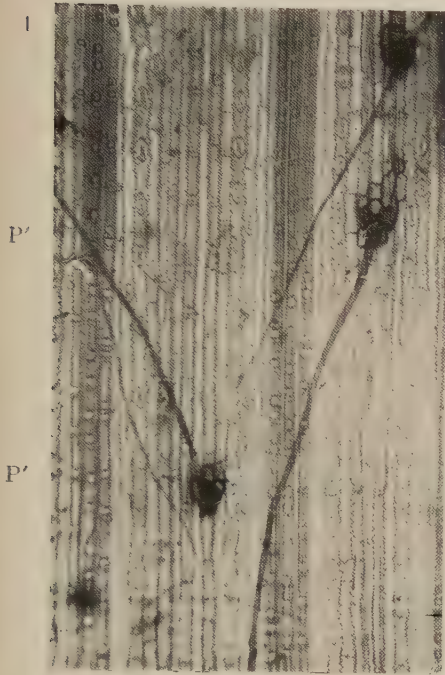
1, 2, 3, *Hordeum distichum*; 4, *Aegilops ventricosa*.

MASSON ET C^{ie}, ÉDITEURS.



ÉPIDERME DES GRAMINÉES

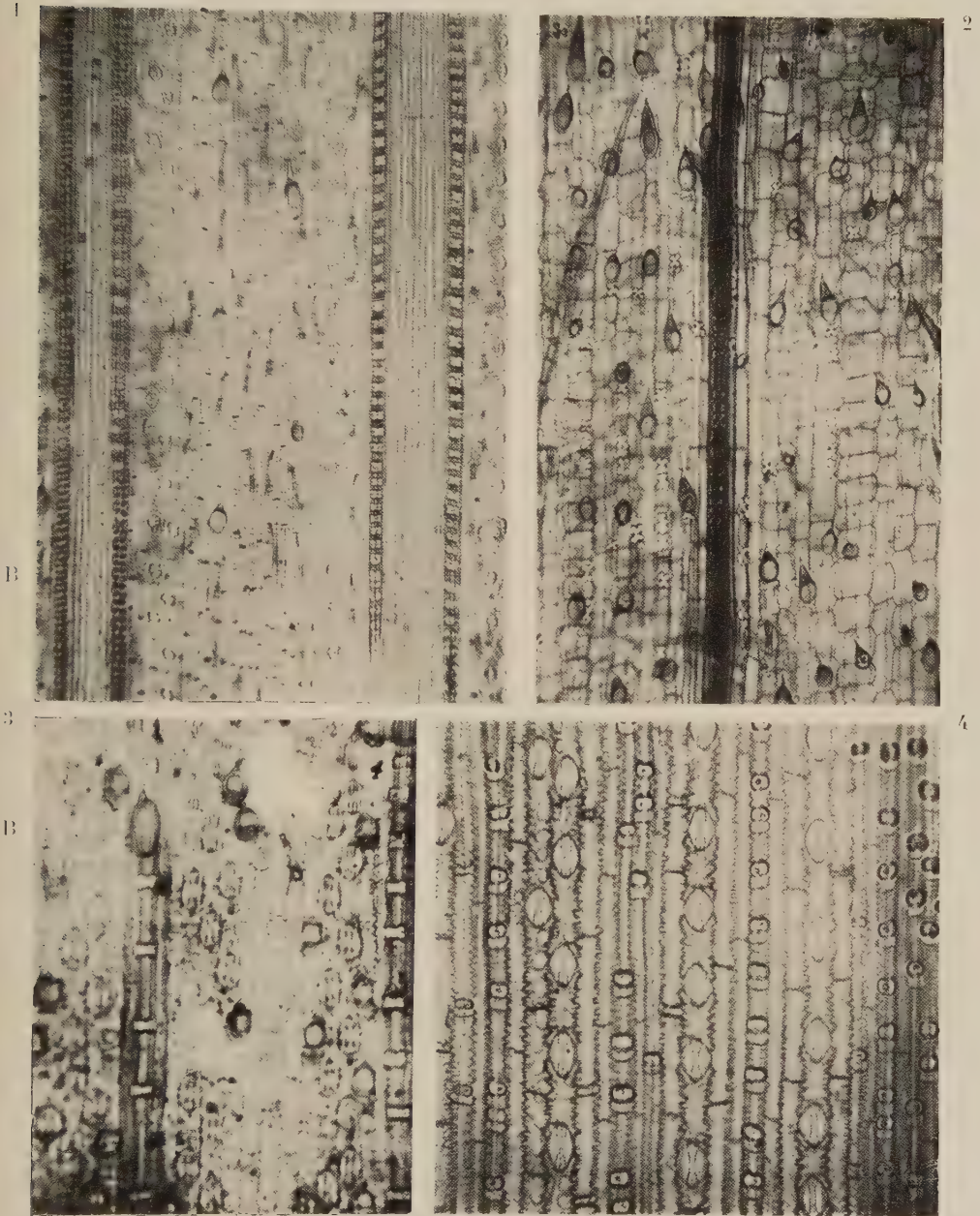
1, *Ægilops ovata*; 2, *Trit. monococcum*; 3, *Æg. vent.* × *Trit. turgid.* 4, *Æg. triunciale*.
MASSON ET C^{ie}, ÉDITEURS.



ÉPIDERME DES GRAMINÉES

1, *Eragrostis minor*; 2, *Holcus mollis*; 3, *Paspalum racemosum*; 4, *Glyceria fluitans*.

MASSON ET C^{ie}, ÉDITEURS.



ÉPIDERME DES GRAMINÉES

1, *Oryza sativa*; 2, *Coix lacryma*; 3, *Phyllostachys*; 4, *Eragrostis pilosa*.

MASSON ET C¹⁰, ÉDITEURS.

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

ZOOLOGIE. — L'épiderme des Métazoaires.

GÉOLOGIE. — Les grandes lignes structurales du Maroc, en insistant sur le rôle du Rif et du détroit Sud-Rifain.

Vu et approuvé :

Paris, le 3 juillet 1931.

LE DOYEN DE LA FACULTÉ DES SCIENCES,
C. MAURAIN.

Vu et permis d'imprimer :

LE RECTEUR
DE L'ACADÉMIE DE PARIS
S. CHARLÉTY.

REDACTED

REDACTED

REDACTED

REDACTED

7034-10-31. — CORBEIL. IMPRIMERIE CRÉTÉ.

REDACTED

REDACTED

REDACTED

REDACTED

REDACTED

REDACTED

REDACTED

REDACTED

REDACTED



